А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 63

3

МАРТ



ЛЕНИНГРАД

«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1978

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

УДК (211—17) 581.526.533 (571.511)

Н. В. Матвеева, Ю. И. Чернов

АРКТИЧЕСКИЕ ТУНДРЫ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ПОЛУОСТРОВА ТАЙМЫР

II. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ

N. V. MATVEYEVA, YU. I. CHERNOV. ARCTIC TUNDRAS AT THE NORTH-EAST OF TAIMYR PENINSULA. II. STRUCTURE OF COMMUNITIES

Дается характеристика вертикальной и горизонтальной структур сообществ, некоторых количественных показателей распределения растительности и животного населения, особенностей сукцессионных процессов в подзоне арктических тундр на северо-востоке п-ова Таймыр (окрестности бухты Марии Прончищевой). В господствующих на водоразделах полигонально-пятнистых тундрах выделяются две контрастные по составу и структуре как растительности, так и животного населения микрогруппировки: на пятнах — пионерная группировка, в трещинах — устойчивая моховая группировка. В целом выявлены относительно высокие величины плотности и зоомассы беспозвоночных в данных сообществах (около 12—21 г/м²). Отмечено увеличение процента видов растений и животных, связанных с плакорами, как результат уменьшения контрастности между зональными и интразональными группировками и ослабления биотопических привязанностей видов. Приводятся важнейшие признаки состава и структуры растительности и животного населения подзоны арктических тундр на северо-востоке п-ова Таймыр.

В предыдущем сообщении (Матвеева, Чернов, 1977) отражена качественная сторона животного и растительного мира исследованного района (систематический состав, адаптивные формы, типология ландшафтного распределения). В настоящем сообщении мы даем количественную характеристику основных типов сообществ, а также намечаем некоторые общие тенденции варьирования их структуры во временно́м и пространственном (ландшафтно-зональном) аспектах.

Ранее неоднократно отмечалось, что главная черта структуры сообществ тундровой зоны по мере продвижения от гипоарктических районов к высокоширотным тундрам — редукция ярусности (Городков, 1935; Тихомиров, 1956; Александрова, 1956; Чернов, 1966; Матвеева, 1970; Матвеева и др., 1973). Вся органическая жизнь в зональных сообществах сосредоточена в столь тонком приземном слое, что, по мнению ряда авторов, в отношении вертикальной дифференциации более уместно употреблять термин микроярусность. В арктических тундрах на северо-востоке Таймыра лишь с известными допущениями можно провести деление на микроярусы (рис. 1). Основная масса господствующих растений не превышает 3—5 см. Генеративные побеги создают разреженный полог, при этом максимальной высоты 20 см достигают отдельные побеги злаков. В среднем высота даже генеративных побегов большинства видов, таких как *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Saxifraga hirculus*, *S. cernua*, *Papaver pulvinatum*, не более 10—15 см. У многих видов вегетативные побеги погружены в моховую дернину или чуть приподнимаются над ней, составляя единый по высоте микроярус с мхами. Это особенно характерно для доминирующего на водоразделах кустарничка *Salix polaris*. Лишайники также погружены в моховую дернину, а если они растут на пятнах голого грунта, то

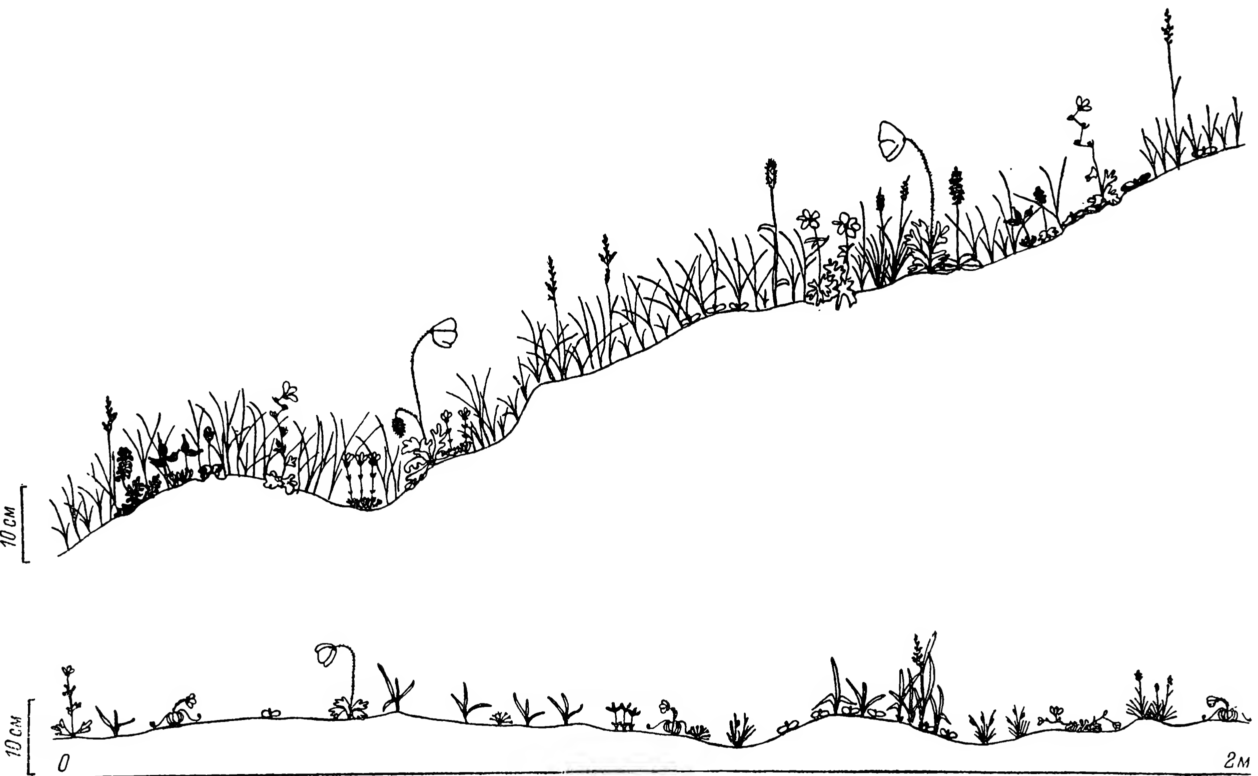


Рис. 1. Вертикальный профиль растительности (надземная часть).

Внизу — ивково-моховая полигонально-пятнистая тундра на водоразделе; *вверху* — разнотравно-злаковая луговина на южном склоне. Масштаб вертикальный — 1 : 7, горизонтальный — 1 : 10.



Рис. 2. Горизонтальная структура растительности ивково-моховой полигонально-пятнистой тундры на водоразделе. Размер площадки 10×10 м.

1 — голый грунт, *2* — накипные лишайники и единичные цветковые растения, *3* — ивково-моховая микрогруппировка в трещинах.

их высота не превышает поверхности мохового покрова в трещинах. Толщина моховой дернины в среднем 4—5 см, она несколько больше (до 8—10 см) в середине трещины и несколько меньше (1—2 см) по краю полигона.

В зональных сообществах на водоразделах можно выделить кустарничково-лишайниково-моховой (вертикальный профиль 4—8 см) и травяной (вертикальный профиль разреженного полога генеративных побегов 10—15, вегетативных — 3—5 см) микроярусы. Эти ярусы не сплошные, что обусловлено особенностями горизонтальной структуры сообществ. Высота вертикального профиля лишь незначительно увеличивается на южных склонах в разнотравно-злаковых группировках. Эти группировки одноярусные с двумя пологами, образованными генеративными (15—20 см) и вегетативными (3—5 см) побегами.

Упрощение вертикальной структуры растительности ведет к редукции животного населения надмохового яруса: исчезают связанные с травостоем злаковые мушки, цикадки, клопы, ногохвостки, сминтуриды, клещи, бриобииды.

Подземные органы в плакорных сообществах достигают глубины 25—30 см, единичные корни проникают до 40, в сообществах лугового типа — соответственно до 30 и 60 см. Основная масса корней сосредоточена в верх-

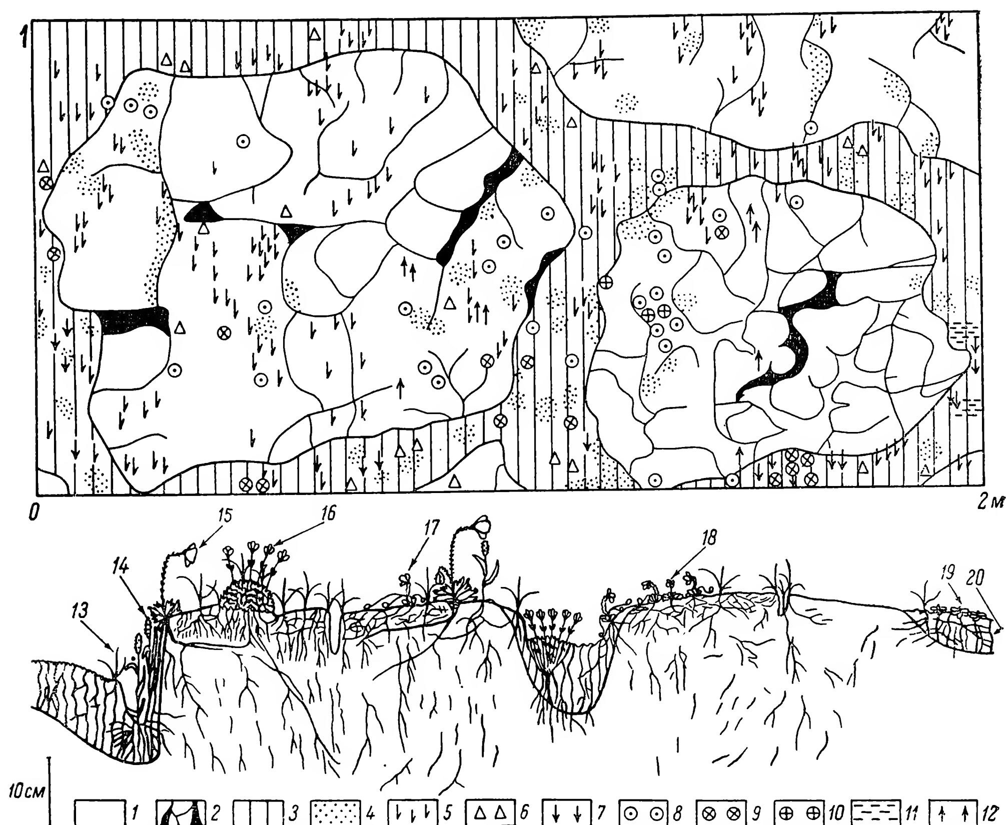


Рис. 3. Вертикальная и горизонтальная структура ивково-моховой полигонально-пятнистой тундры. Горизонтальная проекция (1×2 м), вертикальный профиль (масштаб 1 : 7).

1 — голый грунт; *2* — трещины усыхания; *3* — моховая дернина из *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*; *4* — *лишайники; 5, 13* — *Poa alpigena; 6, 15* — *Papaver* sp.; *7* — *Luzula nivalis*; *8, 17* — *Saxifraga platysepala; 9, 16* — *S. caespitosa; 10, 18* — *S. nivalis; 11, 19* — *Salix polaris; 12, 14* — *Alopecurus alpinus; 20* — моховая дернина.

них горизонтах (до 15—20 см). Направление корней в почве почти горизонтальное, с небольшим уклоном вниз, реже вертикальное. В зональных тундрах несколько большая концентрация корней в трещинах, заросших мхами; на пятнах голого грунта корни крайне разрежены и сосредоточены в верхних пяти сантиметрах. В моховой дернине сосредоточены также стебли и корневища цветковых растений. Для почвенных беспозвоночных характерно хорошее развитие верхнеэдафического и нижнегемиэдафического комплексов, т. е. высокая плотность в верхнем слое почвы и нижней части моховой дернины.

В отличие от подзоны типичных тундр Западного Таймыра, где сообщества с пятнами голого грунта занимают относительно небольшие площади (на вершинах увалов, верхних частях склонов в дренированных и малоснежных местообитаниях), в подзоне арктических тундр в районе бухты Марии Прончищевой полигонально-пятнистые сообщества распространены на большей части водоразделов. Как отмечалось ранее, поверхность водоразделов разбита на небольшие полигоны. В центральной части полигонов связный покров отсутствует, там поселяются единичные особи цветковых растений, а также мхи и накипные лишайники. Очертания пятен голого грунта неправильные, их диаметр варьирует в различных местообитаниях, но в среднем не более 40—50 см (рис. 2). На 100 м² приходится 100—150 пятен (в подзоне типичных тундр на такой же площади мы отмечали около 30, а в подзоне южных — около 20 пятен). Трещины и окраинные части полигонов заполнены растительностью: моховая дернина с погруженными в нее цветковыми растениями (рис. 3 и 4). Ширина



Рис. 4. Ивково-моховая полигонально-пятнистая тундра.

Фрагмент сообщества: пятно голого грунта и трещины, заполненные моховой дерниной.

полос растительности 10—20 см. В подзоне типичных тундр голый грунт в пятнистых тундрах занимает значительно меньшую площадь, чем растительный покров (около 20% от площади сообщества), а ширина полос растительности значительно превышает диаметр пятен грунта (Матвеева, 1968; Матвеева и др., 1973). В подзоне арктических тундр голый грунт и участки, покрытые растительностью, занимают или равные площади или грунт немного преобладает. В целом характерны уменьшение размеров элементов полигонально-пятнистых тундр, увеличение их количества на единицу площади и соответственно более частое их чередование.

Доминирующий тип распределения растительности в исследованном районе — полигонально-сетчатый. При этом типе распределения горизонтальная структура растительных сообществ определяется характером трещиноватости грунта, которая проявляется крайне многообразно (по форме и размерам полигонов, ширине трещин). Единый тип горизонтальной структуры зональных сообществ придает им, с одной стороны, до-



Рис. 5. Горизонтальная структура растительности куртинно-дриадового сообщества на выходах коренных пород. Размер площадки 10×10 м.

1 — *Dryas punctata*, 2 — *Salix polaris*, 3 — *Novosieversia glacialis*, 4 — моховая дернина из *Dicranum elongatum*, *Polytrichum strictum*, 5 — щебнистый грунт с накипными лишайниками и печеночным мхом *Gymnomitrium corallioides*.

вольно монотонный внешний облик (сеть растительного покрова с ячеями голого грунта), но, с другой, благодаря неодинаковому проявлению криогенных процессов на разных грунтах, геометрические очертания группировок меняются. При этом состав и распределение видов в их пределах остаются такими же.

Примером растительных сообществ с таким типом горизонтальной структуры являются ивково-моховые полигонально-пятнистые тундры, широко представленные на водоразделах. В трещинах развита устойчивая ивково-моховая микрогруппировка, в которой доминируют мхи *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, а также *Salix polaris*. Другие цветковые растения в данной микрогруппировке единичны и чаще растут у края моховой дернины, которая наползает на поверхность полигонов. Для полигонов типична крайне разреженная пионерная растительность, общее покрытие редко достигает 15—20%, причем растения селятся в основном на окраинах полигонов, у границы с моховой дерниной, центр же часто почти лишен растений.

Сомкнутый покров в исследованном районе формируется только в интразональных местообитаниях: в ложбинах с осоково-моховой растительностью, в расширенных участках долин ручьев с заболоченными пушицево-дюпонциевыми сообществами, в разнотравно-злаковых группировках на южных склонах.

Куртинно-подушечный тип распределения растительной дернины характерен для щебнистых выходов коренных пород (рис. 5). При этом разросшиеся куртины растений занимают сравнительно большие площади (обычно это — *Dryas punctata*, *Novosieversia glacialis*, иногда *Oxytropis nigrescens*).

Таким образом, зональный тип растительных сообществ в окрестностях бухты Марии Прончищевой — ивково-моховые тундры с полигонально-сетчатым распределением растительного покрова.

ТАБЛИЦА 1

Распределение различных групп растений по элементам ивково-моховой полигонально-пятнистой тундры (Таймыр, бухта Марии Прончищевой, 1973 г.)

Группа растений	Элементы сообщества		
	трещины, заросшие мхами	пятна грунта с пионерной растительностью	общее число
Количество видов			
Цветковые	12	26	29
Мхи (листостебельные и печеночные)	7	18	18
Лишайники	6	39	39
В целом	25	83	86
Проективное покрытие (%)			
Цветковые	20	10	14
Мхи	100	1	45
Лишайники	5	10	7
В целом	100	20	55

Рассмотрим некоторые количественные характеристики структуры растительности и животного населения этих тундр. Как отмечалось выше, в них выделяются две контрастные микрогруппировки как по составу, так и по сложению. В трещинах господствуют мхи. Моховая дернина мощностью в среднем 5—6 см фактически является субстратом для остальных групп растений. За исключением *Salix polaris*, которая может быть отнесена к содоминантам (покрытие 15%), все остальные виды встречаются единично. Мхи преобладают по массе и покрытию, но количество видов приблизительно одинаково во всех группах (мхи, лишайники и цветковые). О доминировании на пятнах говорить трудно, поскольку покров крайне разрежен, но тем не менее очевидно, что мхи уступают позиции цветковым растениям и лишайникам как по покрытию, так и по числу видов (табл. 1). Состав всех групп растений на пятнах специфичен по сравнению с трещинами: все виды, растущие в трещинах, встречаются и на пятнах, но на них появляется значительное число видов, характерных только для голого грунта, это *Festuca brachyphylla*, *Cerastium bialynickii*, *Sagina intermedia*, *Minuartia macrocarpa*, *Ranunculus pygmaeus*, *Papaver pulvinatum*, *Saxifraga platysepala*, *S. caespitosa*, *Androsace triflora*, *Eritrichium villosum*, а также лишайники *Pannaria pezizoides*, *Lecidea assimilata*, *Toninia lobulata*, *Pachyospora verrucosa*, *Lopadium pezizoideum*, *Baeomyces pla-*

ophyllus, *B. rufus*, *Ochrolechia frigida*, *O. gyalectina*, *Parmelia omphalodes*, *Rinodina turfacea*. Несмотря на низкое обилие растений на пятнах, общий видовой состав сообществ значительно обогащен именно за счет видов, приуроченных к голому грунту.

ТАБЛИЦА 2

Численность и масса беспозвоночных в ивково-моховой полигонально-пятнистой тундре (Таймыр, бухта Марии Прончищевой, июль 1973 г.)

Группы и виды животных	Пятна голого грунта		Край моховой перемычки		Центр моховой перемычки		Лишайниково-моховые подушки на пятнах		Куртины на пятнах	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
Enchytraeidae	5.0	10	15.0	32	10.5	25	9.0	21	56.8	85
Eisenia nordenskioldi	0.8	120	0.8	100	0.1	20	0.3	45	3.2	300
Erigone sibirica	0.1	—	0.4	—	0.6	—	0.2	—	0.8	—
Tachinus arcticus	1.0	4	0.1	0.5	0.5	2	2.0	9	0.8	3
Chrysolina subsulcata	0	0	0	0	0	0	0.1	3	0.5	16
Tipula carinifrons	0.2	40	0.4	60	0.1	18	0.3	35	1.7	153
Diptera прочие	0.1	0.5	0.1	0.6	0.5	1	0.4	2	0.8	3

Примечание. I — количество экземпляров на квадратный дециметр, II — мг/дм². Ручные учеты под бинокулярной лупой в пробах 10 × 10 см ($n = 10$).

Столь различные по структуре покрова и составу растений микрогруппировки трещин и пятен населены почти одними и теми же видами животных. Однако их численность резко варьирует: каждая микрогруппировка имеет свои количественные соотношения, что определяется разной реакцией животных на температуру, влажность, характер субстрата. В целом плотность беспозвоночных максимальна у края моховой дернины. Голый грунт более интенсивно заселяется дождевыми червями, а моховые трещины — личинками Tipula carinifrons. Эти два вида и составляют основу биомассы в зональных сообществах. Плотность типулид особенно высока под тонкой моховой дерниной, при возрастании ее мощности численность типулид и других беспозвоночных резко уменьшается (табл. 2). Численность энхетреид на пятнах грунта около 500 экз./м² (1.4 г/м²), под моховой дерниной на краю полигона — до 1500 экз./м²; численность T. carinifrons соответственно от 10 до 60 экз./м². Напротив, численность Eisenia nordenskioldi выше на пятнах голого грунта — 80 экз./м² (23 г/м²) и уменьшается до 6 экз./м² под моховым покровом. Многие беспозвоночные концентрируются под плотными подушками различных цветковых растений: *Saxifraga caespitosa*, *Eritrichium villosum*, *Myosotis asiatica*, растущих на пятнах голого грунта. Таким образом, при однообразном фаунистическом составе беспозвоночные формируют пеструю мозаику группировок с различными количественными соотношениями видов, характер их размещения определяется структурой растительного покрова.

При сравнении данных по массе и численности беспозвоночных в зональных сообществах подзон арктических и типичных тундр выявляются относительно высокие величины их плотности и зоомассы в арктических тундрах: общую зоомассу беспозвоночных в полигонально-пятнистых тундрах в бухте Марии Прончищевой можно оценить в 12—21 г/м², что вдвое выше, чем в пятнистых тундрах в подзоне типичных тундр (пос. Тарея). Такое соотношение суммарных биомасс животного населения, по нашему мнению, может быть следствием нескольких причин, одной из которых можно, вероятно, считать разнообразие контрастных биотопов, сменяющихся на небольших пространствах. Это может быть также проявлением известного закона Тинемана, согласно которому снижение таксономического разнообразия в специфических условиях часто компенсируется повышением плотности популяций отдельных видов, наиболее

адаптированных к данным условиям. Этим же правилом, видимо, объясняется и уменьшение полидоминантности в растительном покрове. Наконец, замедление трофоэнергетических процессов приводит к накоплению (консервации) массы. Последнее особенно важно, так как свидетельствует о том, что уровень зоомассы не может служить показателем продуктивности.

Подобное явление мы наблюдали и у цветковых растений. Соотношение зеленой массы цветковых растений в подзонах типичных и арктических тундр и в зоне полярных пустынь можно выразить как 20 : 5 : 1, т. е. ее объем довольно резко уменьшается.[1] Напротив, отношение количества ветоши выражается как 1 : 1 : 2, т. е. она несколько возрастает к северу. Отсюда отношение общей надземной фитомассы цветковых растений выражается как 6 : 2 : 1. Иными словами, общий запас фитомассы уменьшается не в тех же пропорциях, как продуктивность, именно за счет консервации в результате пониженной интенсивности процессов разложения.

Флора и фауна зональных плакорных сообществ, обычно весьма стабильных и однообразных на больших площадях, часто бывает беднее, чем флора и фауна всей совокупности интразональных местообитаний местности, в которых происходит своего рода сглаживание климатических градиентов (Чернов, 1968, 1975). Это особенно характерно для экстремных (холодных) ландшафтов. По мере снижения теплового баланса общее число видов, приспособленных к обитанию в плакорных условиях, уменьшается, так как это связано с необходимостью все большей специализации. Чем суровее климат, тем относительно меньше видов приспособлено к обитанию на плакорах и, следовательно, тем больший процент связан с какими-либо локальными биотопами. В тундровой зоне это наиболее характерно для подзоны типичных тундр. Но это положение справедливо лишь до тех пор, пока условия не достигли определенной степени суровости. В подзоне арктических тундр, где климат уже настолько суров, что сглаживающего влияния интразональных биотопов недостаточно для обитания южных (бореальных и гипоарктических) форм, доля видов, обитающих в собственно зональных сообществах, повышается. Так, в бухте Марии Прончищевой в зональных сообществах на плакорах, по нашим данным, встречается 56 видов цветковых растений, что составляет более половины местной флоры, причем в конкретных сообществах, например в наиболее распространенных ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах, встречается обычно около 30 видов (т. е. около 30% всей флоры). Увеличение в арктических тундрах процента видов, связанных с плакорами, наблюдается также на примере разных групп животных (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Процент видов разных групп животных, обитающих в зональных сообществах Таймыра

Группы животных	Типичные тундры (пос. Тарея)	Арктические тундры (бухта Марии Прончищевой)
Коллемболы	50	77
Листоеды	33	100
Птицы	33	52

В подзоне типичных тундр птицы в подавляющем большинстве приурочены к водоемам, болотам, склонам, а плакорных моховых тундр они избегают. Так, в окрестностях пос. Тарея с дриадово-осоково-моховыми тундрами на водоразделах связана только бурокрылая ржанка Pluvialis dominica fulva. Даже такие виды, как подорожник, тундряная куропатка, рогатый жаворонок, избегают там протяженных участков этих тундр.

[1] Все соотношения рассчитаны на основе данных Е. А. Ходачек (1969) для подзоны типичных тундр (пос. Тарея) и авторов для зоны полярных пустынь (Матвеева, Чернов, 1976) и подзоны арктических тундр (настоящее сообщение).

Совершенно иная картина в бухте Марии Прончищевой: именно в зональных сообществах гнездится с высокой плотностью наибольшее число видов — подорожник Calcarius lapponicus, рогатый жаворонок Eremophila alpestris, краснозобик Calidris testacea, песчанка C. alba, исландский песочник C. canutus, хрустан Eudromias morinellus, тулес Squatarola squatarola. Кулики, наиболее типичные для подзоны арктических тундр на Таймыре, — настоящие эвarкты и гиперарктны (в понимании Ю. И. Чернова, 1976); краснозобик, песчанка, исландский песочник, хрустан, тулес тесно связаны гнездованием именно с плакорными сообществами. Этим они существенно отличаются от куликов преимущественно болотных видов, характерных для подзоны типичных тундр (кулик-воробей, чернозобик, круглоносый плавунчик и др.).

Вследствие контрастности условий внутри ландшафта, например различий температурных режимов при общем недостатке тепла и относительном богатстве флоры и фауны, в подзоне типичных тундр отчетливо выделяются характерные биотопические комплексы видов, связанные с плакорами, болотами, склонами, побережьями, т. е. контрастность между зональными и интразональными группировками довольно велика как по составу, так и по структуре и запасам биомассы. В подзоне арктических тундр биотопические привязанности ослабевают: одни и те же виды заселяют все больший спектр биотопов и микробиотопов. Плакорные сообщества, склоны различной экспозиции, долины ручьев имеют сходный флористический состав. Только наиболее контрастным биотопам, таким как заболоченные мочажины, галечники, илистые отмели, свойствен специфический и одновременно крайне ограниченный набор видов. Подобное явление отмечал еще Григгс (Griggs, 1936) для тундровой зоны вообще, но в подзоне арктических тундр оно проявляется наиболее ярко.

Одна из особенностей подзоны арктических тундр — уменьшение контрастности между тундровыми сообществами на водоразделах и луговинными на южных склонах. Луговинные сообщества, для которых характерно доминирование злаков и разнотравья и отсутствие мохового покрова, в пределах тундровой зоны, как правило, развиты фрагментарно и обычно приурочены к склонам южной экспозиции. Эти сообщества — наиболее продуктивный тип растительности, поскольку они развиваются в самых благоприятных почвенных и микроклиматических условиях. В подзоне типичных тундр (пос. Тарея) состав луговинных сообществ на южных склонах вдвое богаче, чем в зональных тундрах (Полозова, Тихомиров, 1971; Матвеева и др., 1973). Для них отмечена и наибольшая масса однолетних частей, т. е. сезонный прирост цветковых растений (Полозова, Шамурин, 1970).

То же самое относится и к животному населению: максимальное обилие и разнообразие типичных педобионтов, обитателей травостоя, наибольшее число трофических групп и морфоэкологических типов, самые высокие запасы биомассы характерны именно для луговинных сообществ южных склонов; в целом мезофильно-луговой тип животного населения максимально контрастирует с зональными тундровыми сообществами (Чернов, 1973).

На побережье бухты Марии Прончищевой луговинные группировки занимают еще меньшие площади и встречаются реже; по составу и видовому разнообразию они сходны с зональными тундрами (также насчитывают около 30 видов). Несмотря на различную структуру травостоя, прирост зеленой массы цветковых растений в луговинных группировках лишь в 2 раза выше, чем в зональных ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах (табл. 4). Не отмечается различий в жизненности и фенологическом развитии. Те же закономерности характерны и для животного населения: уровень общей зоомассы примерно одного порядка при сходном составе. Сглаженность условий в зональных и интразональных биотопах можно продемонстрировать на изменениях размеров Eisenia nordenskioldi. В подзоне типичных тундр размер и вес особей этого вида в плакорных сообществах в 3 раза превышает таковые в луговинных груп-

ТАБЛИЦА 4

Зеленая масса цветковых растений (г/дм^2, воздушно-сухой вес) в подзоне арктических тундр (Таймыр, бухта Марии Прончищевой, август 1973 г.)

Группа растений	Ивково-моховая полигонально-пятнистая тундра на водоразделе		Разнотравно-злаковая луговина на южном склоне
	пятна голого грунта (55% площади)	трещины, заросшие мхами (45% площади)	
Злаки	0.100	0.035	0.402
Разнотравье	0.071	0.001	0.286
Salix polaris (листья)	0.040	0.322	0.018
Зеленая масса цветковых растений в целом	0.211	0.354	0.706
Ветошь	0.301	0.034	1.405

Примечание. Данные получены с площадок 10 × 10 см, повторность 30-кратная.

пировках на южных склонах (около 500 и 1500 мг); в бухте Марии Прончищевой максимальный вес особи E. nordenskioldi приблизительно одинаков во всех местообитаниях и равен 350 мг. Таким образом, в подзоне арктических тундр различия между продукционными возможностями плакоров и южных склонов невелики. Сохраняется лишь некоторая неравномерность количественного распределения организмов.

Последнее положение еще более справедливо для водораздельных сообществ. Общее обеднение флоры, с одной стороны, и сглаженность экологических условий, с другой, влекут за собой уменьшение разнообразия типов растительных сообществ. Выделять конкретные сообщества на водоразделах затруднительно, их приходится относить к единой группе ассоциаций с одинаковыми доминантами, сходным флористическим составом и лишь с некоторыми вариантами горизонтальной структуры, а точнее — геометрического рисунка элементов.

Хотя общее богатство жизни в подзоне арктических тундр значительно ниже, чем в подзоне типичных тундр, бедность флоры и фауны не уменьшает таксономической насыщенности зональных местообитаний, поскольку в результате расширения экологической амплитуды видов и увеличения их эвритопности (отчасти это псевдоэвритопность, фактически отражающая сглаженность условий среды) одни и те же виды встречаются повсеместно и могут быть одинаково обильны в различных биотопах. Но разнообразие растительности, а также типов животного населения и биотопических комплексов заметно уменьшается. Причина этого — сильное обеднение растительного и животного мира, их экологическое однообразие, снижение активности живого покрова, интенсивности его средообразующего влияния. Варьирование живого покрова в основном сводится к перетасовке одних и тех же компонентов.

Как отмечалось выше, в исследованном районе на плоских и пологоувалистых поверхностях водоразделов, которым должны соответствовать собственно зональные типы сообществ, развиты ивково-моховые полигонально-пятнистые тундры, в которых голый грунт занимает около 50% площади. В данных климатических условиях они являются конечным этапом пространственно-временно́й серии. Микросукцессионные процессы (зарастание пятен голого грунта), которые в более южных подзонах тундровой зоны завершаются восстановлением сплошного покрова, задерживаются здесь на самых начальных стадиях. Трудно выделить какие-либо этапы процесса зарастания и отнести пятно к той или иной стадии, как это можно сделать в подзоне типичных тундр (Матвеева и др., 1973). Обычно на одном и том же пятне здесь можно выделить 2 зоны: в центре пятна растут редкие экземпляры цветковых растений, по периферии поселяются накипные лишайники и мхи. Отмирающие части цветковых растений служат хорошим субстратом для поселения и закрепления последних.

Интересно заметить, что самые богатые по составу растений в этом микросукцессинном ряду — периферические участки полигонов, т. е. промежуточные стадии, а самые бедные — устойчивые моховые группировки в трещинах; то же самое отмечалось выше и для почвенных беспозвоночных (табл. 2). Фаза пионерной растительности поддерживается на пятнах неопределенно долгое время, растения не в состоянии преодолеть отрицательное воздействие внешних условий, их средообразующая роль недостаточна для того, чтобы сформировать сплошной покров, в противоположность подзоне типичных тундр, где общий сукцессионный ряд (хронохорологический по И. В. Стебаеву — 1971) завершается формированием на плакорах сообществ со сплошной моховой дерниной и весьма стабильными составом и структурой растительности и животного населения. В этом одна из важнейших отличительных черт структуры сообществ данной подзоны: растительный покров не сплошной, как это может наблюдаться в более южных подзонах, но еще не утратил связности, как в полярных пустынях.

Хотя в целом зональное деление Таймыра довольно противоречиво отражено в литературе и картографических материалах, район бухты Марии Прончищевой почти единодушно относят к подзоне арктических тундр (Городков, 1935; Самбук, 1937; Сочава, Городков, 1956; Таймыро-Северземельская область, 1970; Александрова, 1971). Исключение составляет лишь работа А. И. Лескова (1947), где эта территория рассматривается в составе зоны полярных пустынь. Мы присоединяемся к мнению большинства авторов: по признакам флоры и фауны, структуре растительного покрова и животного населения данный район относится к подзоне арктических тундр, и именно к ее северной полосе (Александрова, 1957, 1962, 1971). Главнейшими признаками растительного и животного мира данной подзоны на северо-востоке п-ова Таймыр можно считать следующие.

1. Значительное обеднение по сравнению с подзоной типичных тундр состава флоры цветковых растений при сохранении видового разнообразия мхов и лишайников. Резкое обеднение видового состава фауны, в результате которого каждый из крупных таксонов или каждая экологическая группа представлены единичными видами.

2. Отсутствие или слабая представленность некоторых жизненных форм растений, играющих значительную роль в сложении покрова в подзоне типичных тундр: отсутствие кустарников, осок в зональных сообществах, уменьшение видового разнообразия кустарничков.

3. Чрезвычайно высокий удельный вес арктического элемента флоры и фауны, почти полное отсутствие бореальных и гипоарктических элементов.

4. Уменьшение полидоминантности как в растительном покрове, так и в животном населении. По сравнению с подзоной типичных тундр смена доминантов цветковых растений в зональных сообществах: замена *Dryas punctata* на *Salix polaris* и *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* на *Luzula confusa*; обилие злаков и разнотравья. Относительно высокое флористическое богатство зональных сообществ, несмотря на обеднение флоры.

5. Упрощение вертикальной структуры растительности: почти полная редукция ярусности и уменьшение высоты вертикального профиля. Упрощение вертикальной структуры животного населения: редукция комплексов обитателей травяного яруса, ризофагов, обитателей глубоких слоев почвы. Высокая плотность беспозвоночных на поверхности почвы, в ее верхнем слое и нижней части моховой дернины.

6. Изменение форм роста у ряда видов цветковых растений, а именно: усиление дернистости, формирование подушек, плотных куртин, шпалер, многостебельных особей.

7. Несомкнутость растительного покрова на водоразделах, первичность участков голого грунта в полигонально-пятнистых тундрах, апликативность растительных группировок. Преобладающий тип пространствен-

ной структуры растительного покрова — полигонально-сетчатый. Редукция сукцессионного ряда на пятнах голого грунта.

8. Высокая плотность обитания отдельных видов животных, птиц и беспозвоночных в зональных сообществах. Относительно высокая суммарная зоомасса как следствие высокой плотности популяций доминантных форм и замедленности продукционно-энергетических процессов.

9. Уменьшение контрастности (по составу и продуктивности) между зональными и наиболее продуктивными интразональными группировками, существующими в наиболее благоприятных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1956). Растительность южного острова Новой Земли между 70° 56′ и 72°12′ с. ш. В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 2. М.—Л.— Александрова В. Д. (1957). Вопросы разграничения арктических пустынь и тундр как типов растительности. Тез. докл. II делегатск. съезда ВБО. IV. Секция флоры и растительности. — Александрова В. Д. (1962). О подземной структуре некоторых растительных сообществ арктической тундры на о. Большом Ляховском. Пробл. бот., 6. — Александрова В. Д. (1971). Принципы зонального деления растительности Арктики. Бот. ж., 56, 1. — Городков Б. Н. (1935). Растительность тундровой зоны СССР. — Лесков А. И. (1947). Арктическая тундровая область. В кн.: Геоботаническое районирование СССР. М.—Л. — Матвеева Н. В. (1968). Особенности структуры растительности основных типов тундр в среднем течении реки Пясины (Западный Таймыр). Бот. ж., 53, 11. — Матвеева Н. В. (1970). Особенности структуры растительности основных типов тундр в среднем течении реки Пясины (Западный Таймыр). Автореф. канд. дисс., Л. — Матвеева Н. В., Т. Г. Полозова, Л. С. Благодатских, Е. В. Дорогостайская. (1973). Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, Л. 2. — Матвеева Н. В., Ю. И. Чернов. (1976). Полярные пустыни полуострова Таймыр. Бот. ж., 61, 3. — Матвеева Н. В., Ю. И. Чернов. (1977). Арктические тундры на северо-востоке полуострова Таймыр. I. Бот. ж., 62, 7. — Полозова Т. Г., Б. А. Тихомиров. (1971). Сосудистые растения района Таймырского стационара (правобережье Пясины близ устья Тареи, Западный Таймыр). В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л. — Полозова Т. Г., В. Ф. Шамурин. (1970). Сезонная динамика развития надземной массы тундровых фитоценозов Западного Таймыра. В кн.: Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Свердловск. — Самбук Ф. В. (1937). Краткий очерк растительности Таймыра. Проблемы Арктики, 1. — Сочава В. Б., Б. Н. Городков. (1956). Арктические тундры и пустыни. В кн.: Растительный покров СССР, 1. М.—Л. — Стебаев И. В. (1971). Экологическое своеобразие и пространственная структура почвенно-зоологических комплексов каштановых и сопутствующих им почв гор юга Сибири. Автореф. докт. дисс. Новосибирск. — Таймыро-Североземельская область. (1970). Под редакцией Р. К. Сиско. — Тихомиров Б. А. (1956). Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Ходачек Е. А. (1969). Растительная масса тундровых фитоценозов Западного Таймыра. Бот. ж., 54, 7. — Чернов Ю. И. (1966). Краткий очерк животного населения тундровой зоны СССР. В кн.: Зональные особенности населения наземных животных. М. — Чернов Ю. И. (1968). Географическая зональность и животный мир суши. Сообщ. 1. Зоол. ж., 57, 7; Сообщ. 2. Зоол. ж., 57, 8. — Чернов Ю. И. (1973). Геозоологическая характеристика территории Таймырского биогеоценологического стационара. В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, 2. Л. — Чернов Ю. И. (1975). Природная зональность и животный мир суши. — Чернов Ю. И. (1976). Животный мир Субарктики и зональные факторы среды. Автореф. докт. дисс., М. — Griggs R. F. (1936). The vegetation of the Katmai district. Ecology, 17, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт эволюционной
морфологии и экологии животных
им. А. Н. Северцова,
Москва.

Получено 14 VII 1977.

SUMMARY

The Maria Pronchitsheva Bay has been regarded as an arctic subzone of tundra zone. The main features of flora and fauna composition, adaptive types and life form of plants and animals, the peculiarities of landscape distribution of species have been given in the previous communication. The most striking features of the structure of plant cover and animal populations are as follows. There are visible decrease in vertical profile (up to 20 cm above ground and no more than 40 cm below ground) and reduction of layers both in vegetation and some complexes of the inhabitants of herb cover. There is a high density of invertebrates at the soil surface and in the lower part of mossy turf. The main layers of vegetation in zonal communities are dwarf-shrub-lichen-mossy and herb ones. The polygonal-net type of horizontal structure of vegetation predominates at placors. There are about 100—150 frost-boils per 100 m^2, the bare ground occupies about 50% of the whole area. The general impoverishment of flora and fauna leads to a decreasing of vegetation and animal populations types. But nevertheless there has been noted an extremely high percent of animals (invertebrates and birds) as well as vascular plants, mosses and lichens in zonal communities at the interfluves. The total zoomass of invertebrates is comparatively high owing to a high density of dominant forms as well as slow productive-energetic processes. The peculiarity of succession processes at the bare ground is that the pioneer phase of vegetation has been preserved for a considerable length of time, the plant capacity for transformation of environment is insufficient to form a continuous cover.

УДК 581.9 (571.651)

Ю. П. Кожевников

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ В ЧУКОТСКИХ ЛАНДШАФТАХ

YU. P. KOZHEVNIKOV. SOME REGULARITIES OF PLANT DISTRIBUTION IN CHUKOTKA LANDSCAPES

Излагаются методические и концептуальные установки, использованные автором при ботанико-экологических исследованиях на Чукотке в 1971—1976 гг. Показаны серии местообитаний, объединяемые в комплексы по однотипному субстрату, оказывающему сходное влияние на околоземный микроклимат. Эти комплексы, называемые ландшафтными экофонами, представляют геосистемы топологической размерности в понимании В. Б. Сочавы (1970а, б, 1971, 1974 и др.), но наиболее крупной категории, т. е. на стыке топологической и региональной размерностей. Приведены найденные на массовом материале закономерности распределения растений по совокупности ландшафтных экофонов в пределах исследованных территорий.[1]

При исследованиях ботанико-географического перехода между континентальной (материковой) и берингийской (океанической) Чукоткой разрабатывался метод ландшафтно-экологического анализа местных флор. Одной из задач этих исследований было нахождение таких экологических подразделений ландшафта, которые обеспечили бы совмещение исторического [2] и современного эколого-флористического аспектов изучения флор. Для этой цели не годились трактуемые в узком смысле местообитания и типы (или серии) близкородственных местообитаний из-за их относительной нестабильности при исторических изменениях климата. В поисках решения данной задачи мы исходили из современных установок экологии. В области экологических исследований имеются два метода: дифференциальный и интегральный. Первый означает изучение действия на организм отдельно каждого фактора среды. Этот метод применяется часто, так как дает возможность получить количественные показатели по влиянию отдельных факторов среды на поведение организмов. Однако такие исследования не дают полного представления о взаимодействии организма и среды. Ведь живые организмы испытывают влияние множества факторов, которые взаимодействуют между собой, и характер этого взаимодействия не менее важен для существования организмов, чем действие отдельного фактора (Odum, 1959).

Внешняя среда всегда влияет как интегральный комплекс факторов, хотя известно, что организм прекратит свое существование, если действие какого-либо одного жизненно необходимого фактора окажется ниже некоторого уровня (принцип фактора в минимуме) (Rübel, 1935). Изучение влияния на организмы интегрального комплекса факторов, т. е. среды в целом, представляется очень трудным из-за сложного взаимо-

[1] Данная статья является расширенным вариантом доклада, сделанного на XII МБК в г. Ленинграде (Кожевников, 1975). Она представляет также резюме основной части диссертации «Экология флор в основании Чукотского полуострова», которая была подвергнута критике со стороны руководителя и рецензентов в 1974 г. и так и не была представлена к защите.

[2] Исторический аспект (в данном случае — эволюция ландшафтных экофонов) в статье не обсуждается.



Рис. 1. Фрагмент полосчатой тундры на каменисто-щебнистом склоне горы близ оз. Экитыки.

действия факторов. Пока известны лишь некоторые общие черты этого взаимодействия. Например, мы знаем, что при изменении одного фактора другие перестраиваются так, чтобы интегральный эффект среды нарушился минимально. Другими словами, происходит компенсаторный эффект (Rübel, 1935; Salisbury, 1939; Daubenmire, 1947) по принципу Ле Шателье, который широко распространен в природе (Арманд, 1975). Это очень важное положение, показывающее, что связь организмов с каким-либо одним фактором среды неоднозначна.

В девственных районах среда четко делится на две составляющие: биогенную и абиогенную. Для отдельных растений это деление особенно существенно, так как доминирование каждой из составляющих среды в разных зонах характеризуется своими особенностями (состав флор, их таксономические, экологические и географические черты и т. д.). В лесных зонах, в частности, разграничение биогенной и абиогенной составляющих среды практически невозможно из-за подавляющего преобладания биогенной, но к югу и к северу от лесного пояса биогенная составляющая среды постепенно утрачивает свое значение. В тундрах же, особенно горных (рис. 1), ее роль часто вообще сходит на нет, т. е. на организмы оказывает влияние преимущественно косная среда (Городков, 1946).

На Чукотке нами отмечено усиление роли биогенной составляющей при увеличении континентальности климата с удалением от морских побережий и при движении от северного побережья к южному (рис. 2 — см. Кожевников, 1974а, б), и это связано с повышением фитопродуктивности ландшафта, а также с усилением жесткости отбора растений, входящих в те или иные растительные группировки, что приводит к стабильности флористического состава однотипных сообществ. В районе с океаническим климатом флористический состав сходных по доминантам группировок часто подвержен значительным колебаниям. Все это можно поставить в связь с ослаблением влияния биотической составляющей среды обитания, и это великолепно прослеживается визуально — по уменьшению роста эдификаторных видов, а отсюда — по уменьшению фитомассы по мере усиления океаничности климата.

В 1971—1976 гг. в разных климатических условиях Чукотки и Анадырского края нами проводились наблюдения, выясняющие влияние интегрального эффекта среды на растения. При этом учитывались показатели температуры и влажности исследуемых местообитаний, которые пере-

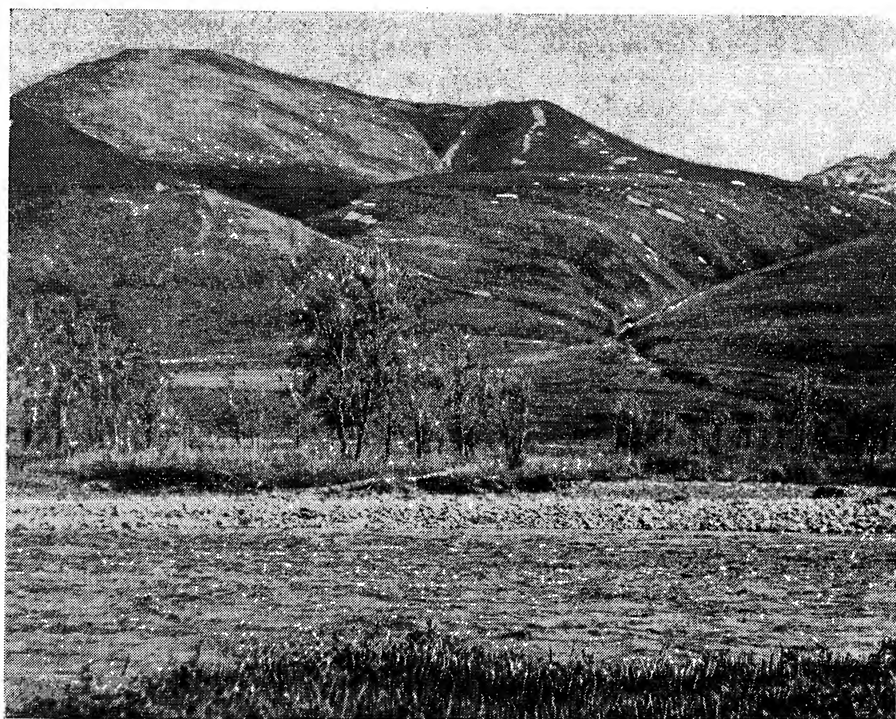


Рис. 2. Редина Телекайской рощи из *Chosenia arbutifolia* с кустарниковым ярусом из *Salix krylovii*.

На заднем плане шлейфы и нижние части склонов гор покрыты мощной (до 30 см) моховой дерниной с большой долей живых растений мха. Верхние части гор редкотравны или пустынны.

водились по графику Р. Гайгера (Geiger, 1957) в радиационный показатель; характер грунтов (тип поверхностных отложений, водный режим, реакция водной выжимки, принадлежность материнских пород к группам по содержанию кремнезема — кислые, средние, основные); окружение местообитаний и т. д. Ниже приводятся выводы из этих наблюдений.

1. Необходим синтетический подход к оценке среды обитания, при котором среда изучается как интегральный комплекс факторов (холоценотическая концепция — Du Rietz, 1929; Dansereau, 1957; Good, 1964, и др.).

2. В Арктике и Субарктике среда должна оцениваться преимущественно по абиотическим признакам. Присутствие определенных растений и их группировок является только дополнительным аргументом, а не основанием для заключения о режиме среды.

3. В Арктике и Субарктике особенно легко выделять и изучать взаимодействие двух составляющих естественной среды — биогенную и абиогенную, поскольку здесь имеются местообитания с самым различным их соотношением (Тихомиров, 1945, 1957, 1963 и др.). Во многих (или в большинстве) случаях абиогенная составляющая среды доминирует над биогенной.

4. Необходимо разрабатывать способы количественного определения интегрального влияния среды на растения. Сознание исследователя при сравнительной оценке местообитаний, «работая в значительной мере холоценотически», интуитивно оценивает именно интегральное действие среды в каждом случае.

5. В открытых (безлесных) ландшафтах характер подстилающей (деятельной) поверхности оказывает существенное влияние на микроклимат местообитаний, так как там растения низкорослы и очень часто их надземные части несомкнуты. Можно сказать, что в тундрах климатоп более тесно взаимодействует с эдафотопом, чем в лесных зонах.

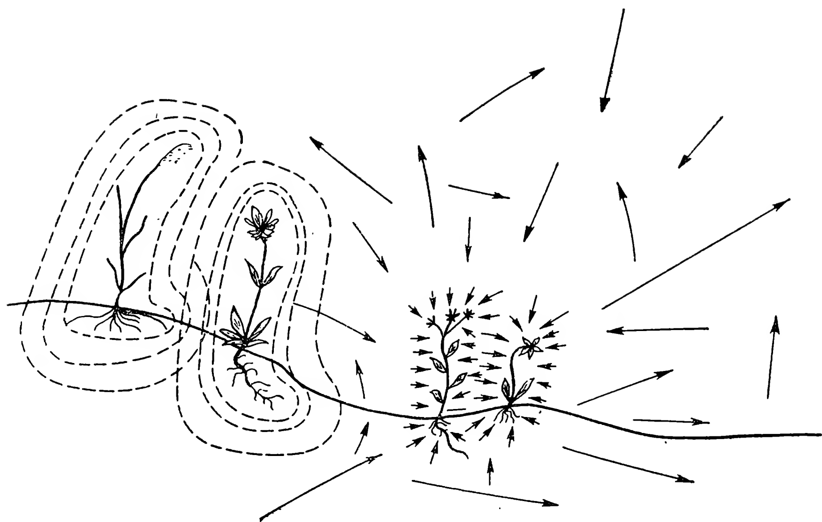


Рис. 3. Экологическая оболочка растения, образованная совокупным действием множества факторов внешней среды (обозначена *стрелками-векторами* или *пунктиром* — полем).

Основываясь на этих выводах в практической работе, мы нашли, что для связного историко-флористического изучения местных флор, а также их сравнения между собой могут использоваться крупные типологические единицы ландшафтного деления. Эти единицы состоят из нескольких серий (или типов) местообитаний в их традиционном понимании. Фундаментальным признаком такой единицы является характер поверхностных отложений, обладающих в пределах ландшафтного района (или округа) весьма однотипным средоформирующим влиянием, что следует из соответствующего сопоставления эдификаторных и доминантных экобиоморф.

Для понимания экологических особенностей растений тундры необходимо изучение среды обитания с двух точек зрения. Во-первых, при наличии изучаемого вида (или видов), что является задачей экологии (аутэкологии) в традиционном смысле. Во-вторых, в связи с вероятностью обитания на каком-либо участке того или другого отсутствующего вида. Последнее соответствует представлению об «экологии ландшафта» в понимании Э. Нефа и К. Тролля (Сочава, 1974 и др.). Эффект среды на изучаемом участке тундры часто один и тот же независимо от того, есть здесь вид или его нет. В упрощенном виде эта задача аналогична отысканию гаек для вмурованных в фундамент болтов.

Каждое растение (и вообще каждый организм) заключено как бы в «экологическую оболочку», представляющую собой интегральный комплекс факторов среды (рис. 3). Каждое местообитание представляет собой интегральный комплекс условий, в котором могут произрастать только те виды, которые приспособились в ходе своей эволюции к этому комплексу. А комплекс факторов в тундрах, как уже сказано, формируется под значительным влиянием поверхностного грунта.

Интегральный комплекс эдафических и микроклиматических факторов, формирующийся при значительном участии подстилающей поверхности, назван нами «экофон» (ecobackground) (Кожевников, 1974а, б, 1976а). Необходимо подчеркнуть значение подстилающей поверхности в экофонах тундры, так как интегральный комплекс факторов среды в ряде других ландшафтов формируется и без значительного ее участия, например в лесах, где главную роль в этом комплексе играет древесный полог. В тундровых же ландшафтах климат модифицируется в основном под влиянием поверхностных грунтов. Сформировавшиеся микроклиматические вариации и определяют характер растительности. Экофон, таким образом,

Рис. 4. Схема системы экофонов различного порядка.



это — комплекс, включающий поверхностный грунт (субстрат) и микроклимат, формирующийся под влиянием этого грунта. Имеется несколько категорий экофонов, образующих систему (рис. 4). Во-первых, это — конкретные (индивидуальные) единицы: экофон особи или растения (ЭО), т. е. его экологическая оболочка, и экофон местообитания (ЭМ), т. е. участок с однородной средой, в частности с однородным грунтом (поверхностными отложениями); во-вторых, это — типологические или сборные единицы: экофон вида (ЭВ), т. е. сумма ЭО вида, и ландшафтный экофон (ЛЭ), т. е. сумма ЭМ, приходящихся на один тип поверхностных отложений в пределах ландшафтного района.

Эту схему мы можем рассматривать в другом аспекте: с одной стороны, имеются фитологические единицы (ЭО и ЭВ), согласно трактовке которых среда обитания характеризуется в зависимости от присутствия определенных видов; с другой стороны, есть единицы среды (ЭМ и ЛЭ) сугубо экотопологического содержания. Все эти единицы связаны между собой. Эта схема представляет выражение определенной концепции, которая в целом не может пока служить практическому исследованию, поскольку мы не умеем определять количественно интегральное действие среды для ЭО и ЭВ, что касается и других категорий экофона. Но все же топологические единицы имеют практическое значение: это показали наши исследования в разных частях Чукотки. Прежде всего местообитания довольно легко оконтуриваются в природе. Объединяя местообитания со сходными грунтами и режимами среды, мы получаем их комплексы или ландшафтные экофоны (ЛЭ), называемые по типу грунта или по находящимся поблизости иным природным образованиям, комплексно влияющим на среду, в том числе и на грунт. В 16 исследованных на Чукотке пунктах различались следующие типы ЛЭ:

1. Пролюво-аллювиальный ЛЭ (ПАЛЭ), объединяющий пролювий и аллювий рек и ручьев.
2. Скальный (СЛЭ) — все скальные образования в районе.
3. Коллюво-делювиальный (КДЛЭ) — различные каменисто-щебнистые и галечниково-песчаные склоны.
4. Коллюво-элювиальный (КЭЛЭ) — горизонтальные плоскости с каменисто-щебнистым субстратом.
5. Гумусный (ГЛЭ), характеризующийся большим содержанием гумуса в почве.
6. Озерный (ОЛЭ), охватывающий озерные аллювии.
7. Торфяный (ТЛЭ) — различные болота.
8. Нивальный (НЛЭ) — участки около снежников и наледей.
9. Лайдовый (ЛЛЭ) — приморские участки с тяжелыми засоленными грунтами.
10. Песчано-галечниковый приморский (ПГЛЭ) — приморские пески и галечники.

Каждый ЛЭ имеет, таким образом, свой специфический фундаментальный признак. Необходимо подчеркнуть, что содержание понятия ЛЭ заключается в режиме среды, связанном с грунтом, но не в самой природе грунта. Поэтому каждый ЛЭ и распространяется на «своей основе» только по территории порядка ландшафтного района или округа. В соседнем ландшафтном районе (или округе) с теми же грунтами будет связан уже другой ЛЭ, отличающийся интегральным эффектом среды. Если бы суще-

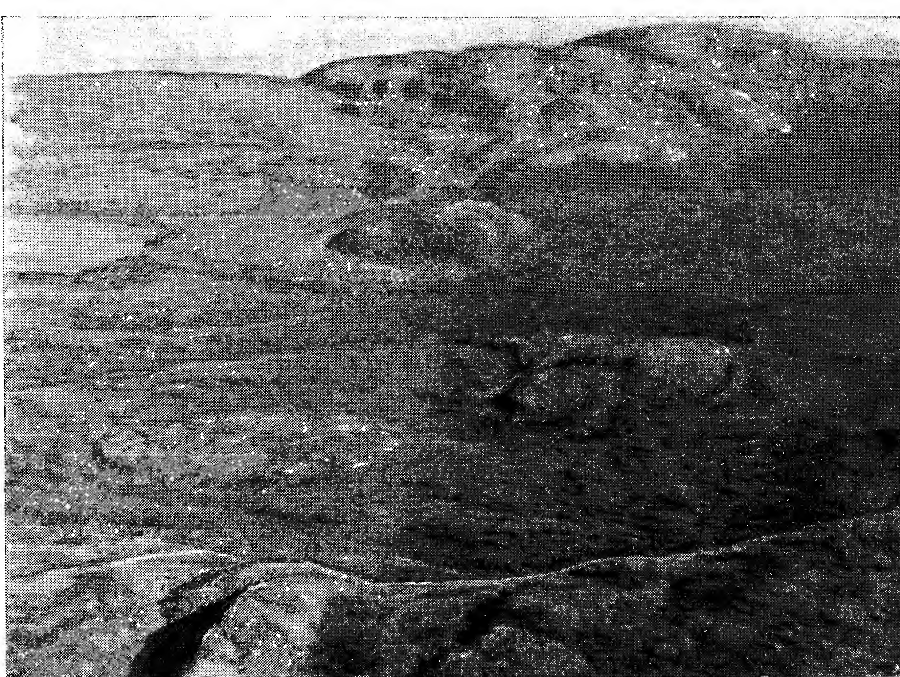


Рис. 5. Ландшафтные экофоны в районе оз. Экитыки.

В верхней части снимка виден лед на озере, фрагменты (геомеры) КЭЛЭ, приходящиеся на каме стые выступы — бараньи лбы, среди торфяной дернины (ТЛЭ). В местах контакта этих ЛЭ нере экофон, представляющий ГЛЭ, на переднем плане — поверхность нагорной террасы (КЭЛЭ).

ствовал некий «средомер», то его показатели в разных районах были различны. Растительность во многих случаях, видимо, выполняет ро «средомера», но было бы крайне желательно это выявить, особенно в пе ходной полосе Чукотки, где порой встречаются парадоксальные явлени например, степоиды обнаруживаются не только на южных склонах, к следовало бы ожидать, но также и на восточных и северо-восточных.

Самое существование и степень развития некоторых ЛЭ в отдельн ландшафтных районах являются важной физико-географической особе ностью этих районов. Так, такие ЛЭ, как нивальный и гумусный, пол чают слабое развитие в резко континентальных районах Чукотки. П нятно, что группы растений, связанных с этими ЛЭ, значительно об няются как по числу видов, так и по числу особей.

Различаемые ЛЭ и по объему, и по принципам выделения соответству единицам классификации типов земель для хозяйственного пользовани согласно Л. Г. Раменскому (1938), Е. Одуму (Odum, 1959) и Н. Полуни (Polunin, 1960). В классификации геосистем Сочавы (1974) один ЛЭ со ветствует геому, который составляют классы фаций, а последние группы фаций; рангом ниже идет фация, которая представляет совоку ность элементарных геомеров. Отсюда гомогенность геома, в пониман В. Б. Сочавы, весьма относительна и вполне соответствует гетерогенно наших ЛЭ. На территории каждой местной флоры Чукотки нами р личались 7—8 типов ЛЭ (из 10 типов, выделяемых на всей территори Хотя ЛЭ является типологической единицей деления ландшафта, т. единицей, не имеющей цельной площади, а рассеянной по всему ла шафту, большинство местообитаний одного ЛЭ имеет определенное по жение в ландшафте и большую площадь.

Каждый ЛЭ является гетерогенным комплексом местообитаний (рис и 6). В историческом плане эта гетерогенность представляет основу вариантности среды одного ЛЭ при климатических изменениях, ко среда одних местообитаний становится подобной среде других местоо



Рис. 6. Микрорельеф на склоне высокой надпойменной террасы в долину р. Мараваам, обусловливающий гетерогенность КДЛЭ.

На переднем плане, на днище долины по ее внешнему краю влажная кустарничково-моховая тундра (ТЛЭ).

таний, что влечет за собой сохранение ряда видов, особенно редких. Поэтому различия в среде разных участков одного ЛЭ в каждый данный момент имеют историческое значение и демонстрируют непрерывно идущее развитие среды. Понятие об инвариантности ЛЭ (комплекса геомеров, по терминологии Сочавы — 1970а, б, 1971, 1974) является ключевым в учении о геосистемах. Согласно Сочаве (1971, с. 47), «понятие об инварианте . . . позволит найти нужную меру абстракции для того, чтобы охватить в единой системе все многообразие материальных явлений в географических и экологических системах».

Совокупность ЛЭ одного района для наглядности может быть представлена схематически в виде нескольких полос, каждая из которых отражает один ЛЭ (рис. 7). Такие полосы (ЛЭ) являются миграционными каналами для соответствующих видов. По ним растения завоевывают новое жизненное пространство, расширяя свой ареал. Проникнув в новый район по одному каналу, они «набирают силу» и вторгаются в другие каналы. Сужение ареала из-за изменившейся среды обитания (например, похолодания) происходит в обратной последовательности. Растения исчезают сначала из тех ЛЭ, куда они проникли в пору своего расцвета на данной территории, оставаясь только в наиболее оптимальном для них ЛЭ, по которому они ранее пришли сюда. В этом ЛЭ они еще долго «цепляются» за свое существование, используя подходящие ЭМ. Разумеется, нельзя себе представить ЛЭ буквально в виде каналов или в виде некоей трассы, поскольку они являются не сплошной структурой, а прерывистой. Это своего рода «губчатые» каналы, «просачивание» растений по которым происходит медленно, ячейка за ячейкой. Они могут исследоваться во флорогенетическом отношении, но мы коснемся только современных особенностей распределения местных флор по совокупности ЛЭ.

Прежде всего каждая местная флора имеет свое собственное неповторимое распределение числа видов на каждый ЛЭ (табл. 1). Наиболее богатым, как правило, оказывается ПАЛЭ, но в приморских увалисто-озерно-болотных ландшафтах этот ЛЭ не выделяется флористическим богатством.

ТАБЛИЦА 1

Число видов, характерных для местных ЛЭ территорий конкретных флор в основании Чукотского полуострова

	Встречаемость *	ПАЛЭ	СЛЭ	КДЛЭ	КЭЛЭ	ГЛЭ	ОЛЭ	ТЛЭ	НЛЭ	ЛЛЭ **	ПГЛЭ
Телекайская роща	1	42	0	39	11	7	6	19	3	—	—
	2	35	2	26	3	5	1	18	1	—	—
	3	2	0	4	1	0	0	1	3	—	—
Оз. Экитыки	1	28	17	24	9	18	9	27	1	—	—
	2	22	3	14	0	4	8	11	2	—	—
	3	2	1	2	1	0	2	0	0	—	—
Р. Мараваам	1	30	13	28	9	25	11	19	8	—	—
	2	13	5	18	0	4	5	8	4	—	—
	3	4	8	1	5	4	3	3	0	—	—
87—94 км трассы Эгвекинот—Иультин	1	52	8	35	10	20	9	17	7	—	—
	2	24	5	22	1	12	4	18	5	—	—
	3	1	1	2	0	0	0	2	0	—	—
Р. Гытхытхвэоуваам	1	39	28	28	11	40	7	32	16	—	—
	2	11	9	13	3	16	5	15	2	—	—
	3	1	13	2	1	2	2	0	0	—	—
Р. Канчалан	1	61	11	27	14	42	3	20	8	—	—
	2	13	6	8	1	14	7	8	2	—	—
	3	6	0	0	0	2	2	4	0	—	—
Пос. Эгвекинот	1	42	24	42	6	42	4	22	11	9	20
	2	28	9	28	0	35	1	12	5	0	3
	3	1	1	2	0	5	0	0	0	0	0
Р. Кымынейвеем	1	53	0	31	12	28	11	36	11	—	—
	2	14	0	6	1	9	7	9	0	—	—
	3	8	0	4	0	0	2	4	0	—	—
Р. Рекууль	1	31	—	33	13	31	5	21	5	—	—
	2	19	—	18	1	25	1	5	4	—	—
	3	4	—	3	0	3	1	1	0	—	—
Р. Янрамавээм	1	51	6	39	9	42	7	31	9	—	—
	2	15	6	7	0	13	7	5	1	—	—
	3	0	2	3	0	3	0	0	0	—	—
Оз. Сеутакан	1	58	10	33	12	27	4	20	10	—	—
	2	24	2	14	0	19	2	8	2	—	—
	3	3	1	3	0	4	1	1	0	—	—
Ванкаремская сопка	1	13	—	18	10	9	2	17	6	7 ***	11 ***
	2	18	—	16	1	14	2	8	4	0	0
	3	2	—	6	1	3	0	0	0	0	0
Мыс Ванкарем	1	—	0	6	1	12	1	5	9	14	25
	2	—	0	6	5	12	6	3	1	2	0
	3	—	0	1	0	2	0	0	1	0	2
Пос. Конергино	1	11	—	36	9	26	4	0	6	11	20
	2	11	—	29	2	25	1	19	6	4	1
	3	7	—	2	0	0	0	0	1	0	0

* 1 — часто, 2 — редко, 3 — в одном месте.
** Тире означает отсутствие ЛЭ.
*** Побережье лагуны Нутауге.

Наиболее бедны олиготрофные болота (ТЛЭ). Повсеместные виды[3] ...висимо от объема местной флоры составляют в ней 20—30%, т. е. ч... гаче местная флора, тем больше в ней повсеместных видов. Нап... число редких видов не зависит от объема флоры.

Виды, относимые к одному типу ареала, т. е. представляющие географический элемент флоры, распределяются по ЛЭ в зависи...

[3] Встречающиеся более чем в двух ЛЭ с равной частотой.

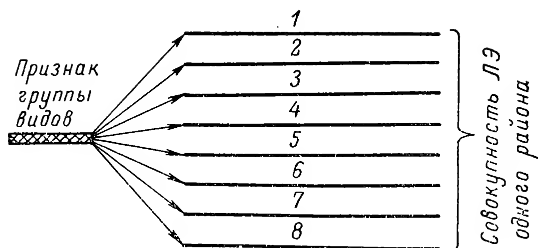


Рис. 7. Схема, показывающая, что признак, объединяющий группу видов, растекается по имеющимся в районе ЛЭ (1—8), на которые делится ландшафт.

от своего количества. Если географический элемент флоры имеет большое число видов, то они распределяются по всем ЛЭ. Так, во всех изученных флорах фоновым является циркумполярный аркто-альпийский элемент, охватывающий 50—60 и более процентов каждой местной флоры. Виды этого элемента всегда занимают все ЛЭ данного района. То же самое наблюдается и для других географических групп с относительно большим числом входящих в них видов. Наоборот, географические элементы флоры, включающие мало видов, распределяются по немногим ЛЭ. По объему их локальных популяций и по жизненности особей можно делать заключения, расширяют эти виды свои ареалы или сужают и откуда идет приток мигрантов в данный район.

Распределение видов одного элемента флоры по совокупности ЛЭ особенно хорошо видно в тех районах, в которых достигает своего географического предела ряд видов, относящихся к одной географической группе. Это показано в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Распределение по ЛЭ видов континентального элемента («конечных» или находящихся близ северо-восточного предела распространения в Азии) в районе моста через р. Амгуэму

ЛЭ	Виды
ПАЛЭ	*Roegneria jacutensis**, *R. macroura*, *Poa pratensis**, *Salix boganidensis*, *S. krylovii*, *Artemisia kruhsiana*, *Astragalus schelichovii** и др.
КДЛЭ	*Carex obtusata*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa*, *Aster alpinus*, *Festuca lenensis* s. str. и var. *villosula*, *Poa filiculmis*, *Helictotrichon krylovii*, *H. dahuricum**, *Papaver microcarpum*, *Salix tschuktschorum*, *Astragalus pseudoadsurgens*, *Oxytropis campestris* s. l., *Potentilla stipularis*, *Dracocephalum palmatum*, *Thymus serpyllum* s. l., *Artemisia tanacetifolia*, *Cnidium cnidiifolium*, *Rosa acicularis*, *Silene repens*
КЭЛЭ	*Saxifraga redowskiana*
ГЛЭ	*Ribes triste**, *Corydalis sibirica*, *Aconitum delphinifolium* ssp. *anadyrense*, *Castilleja pavlovii*
ТЛЭ	*Carex chordorrhiza*

Звездочкой отмечены виды, встречающиеся на Чукотском п-ове в реликтовом состоянии (изолированно).

Геомеры СЛЭ в районе моста через р. Амгуэму не встречены, а ТЛЭ и ОЛЭ обследованы недостаточно. НЛЭ крайне слабо развит в долине р. Чантальвеергын (рис. 8), имеющей резко континентальный климат, и лишь начиная от слияния этой реки и р. Экитыки (в 20 км от моста через Амгуэму к западу) этот ЛЭ приобретает все большее значение в макроландшафте. Следовательно, самое развитие НЛЭ на Чукотке подчинено зональным условиям (Кожевников, 1973б) и в нем можно встретить только океанический элемент флоры.

Приведенному распределению континентального элемента в районе моста через Амгуэму можно противопоставить распределение океанического элемента в том же районе (табл. 3). В этой таблице опущен ряд видов, которые аналогично указанным нивальным видам имеют «дырчатую» дизъюнкцию западнее района моста. Они также распределяются по большинству ЛЭ.



Рис. 8. Ландшафт в среднем течении р. Чантальвеергын.

На переднем плане — кустарничково-моховая тундра (ТЛЭ), далее — щебнистые склоны (КДЛЭ) и скалы (СЛЭ). Виден крупный низовой снежник — перелеток.

Большее или меньшее количество видов со сходным географическим распространением на Чукотке, диспергирующихся по разным ЛЭ, можно было бы привести для всех изученных нами флор. Распределения видов, имеющих в каком-либо районе краевые местонахождения, особенно показательны, поэтому приведем еще один пример по одной из наиболее подробно изученных флор (табл. 4). Это распределение значительно обогатилось бы, если бы мы учли виды с изолированными местонахождениями на Чукотском п-ове, в частности в окрестностях выходов горячих вод, или континентальные виды, спорадически встречающиеся в бассейне р. Амгуэмы (*Pinguicula villosa*, *Oxycoccus microcarpus*, *Trollius chartosepalus* и др.).

Распределение видов одного географического элемента по разным комплексам среды было отмечено для американского элемента чукотской флоры (Кожевников, 1973а, 1976б), для центральноевропейских видов во флоре Пинежья (Кожевников, Плиева, 1976), для лесных флор Марковской впадины и р. Майн (наши неопубликованные данные).

В пунктах краевых местонахождений вид обычно становится редким. И чем больше видов имеют сходное географическое распространение, тем

ТАБЛИЦА 3

Распределение по ЛЭ видов океанического элемента («конечных» или находящихся близ западного предела распространения на Чукотке) в районе моста через р. Амгуэму

ЛЭ	Виды
ПАЛЭ	*Dodecatheon frigidum, Poa alpigena* var. *colpodea*
КДЛЭ	*Smelowskia porsildii, Carex nesophila, Saxifraga pulvinata, S. eschscholtzii, S. grandipetala*
КЭЛЭ	*Rhododendron camtschaticum*
ГЛЭ	*Gentiana propinqua, Phyllodoce coerulea, Lycopodium alpinum, Calamagrostis arctica*
ТЛЭ	*Rumex arcticus*
НЛЭ	Ряд видов, имеющих «дырчатую» дизъюнкцию в Амгуэмо-Куветском массиве (*Alopecurus alpinus, Poa paucispicula, Primula tschuktschorum, Eritrichium villosum* и др.)

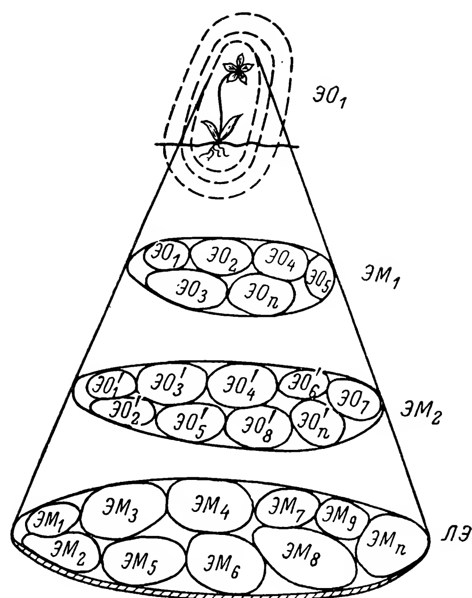


Рис. 9. Схема, показывающая, что экофон особи (ЭО) является частичкой экофона местообитания (ЭМ), который в свою очередь представляет собой ячейку ЛЭ.

больше среди них редких видов. В приведенных табл. 3 и 4 суммируются данные распределения видов по двум признакам — по отношению к географической группе и по частоте встречаемости. Во всех случаях редкие в исследованном районе виды диспергируются по большинству ЛЭ. Подобное распределение может быть показано и для группы отсутствующих в данном районе видов, которые, однако, обычны в смежном с ним районе. Эти отсутствующие виды имеют в смежном районе самую различную экологию. Редкие виды обычно относятся к разным географическим элементам и необязательно растут совместно; чаще они, наоборот, в пределах одного ЛЭ населяют разные ЭМ. Такие виды исследователи часто принимают в качестве индикаторов среды. Однако если к определенному ЛЭ они приурочены закономерно, то их рассеяние в пределах этого ЛЭ часто случайно, поэтому они более индицируют ЛЭ, чем отдельные местообитания (рис. 9).

ТАБЛИЦА 4

Распределение по совокупности ЛЭ видов с краевыми местонахождениями (не распространяющихся северо-восточнее и севернее) в окрестностях г. Анадыря и пос. Шахтерский

ЛЭ	Виды
ПАЛЭ	*Carex appendiculata, Aruncus kamtschaticus*
КДЛЭ	*Potentilla anadyrensis*
ГЛЭ	*Stellaria longifolia, Saussurea oxyodonta, Carex soczavaena, C. lapponica, Pedicularis tristis*
ОЛЭ	*Cicuta virosa, Eleocharis acicularis, Potamogeton alpinus* ssp. *tenuifolius, Caltha natans, Menyanthes trifoliata, Sparganium gramineum*
ТЛЭ	*Carex canescens, Utricularia intermedia*
ЛЛЭ	*Carex mackenzii*
ПГЛЭ	*Iris setosa*

По ЛЭ в каждом районе распределены виды крупных родов (табл. 5). При этом активные виды встречаются в нескольких ЛЭ, иногда выступая как эдификаторы. Так же распределяются по ЛЭ и другие крупные роды. Но крупный род — это только наиболее наглядный пример. Тенденция к «растеканию» по комплексам среды характеризует роды с любым количеством видов больше одного. Подобная тенденция наблюдается и в рамках семейств; в этом случае по совокупности ЛЭ распределяются роды. Виды одного рода имеют бо́льшую или меньшую генетическую связь, поэтому их дисперсия по разным ЛЭ показывает один из вариантов растекания живого.

То, что сказано о географических элементах, можно повторить в отношении жизненных форм (биоморф) и экоморф. Из табл. 6, составленной для района среднего течения р. Амгуэмы, можно видеть, что, во-первых,

ТАБЛИЦА 5

Распределение по ЛЭ видов *Salix* и *Carex* в верховьях р. Канчалан

	ПАЛЭ	СЛЭ	КДЛЭ	КЭЛЭ	ГЛЭ	ОЛЭ	ТЛЭ	ПЛЭ
Виды рода *Salix*								
S. reticulata					+			
S. arctica			+		+			
S. pulchra	+					+	+	+
S. glauca	+	+	+		+	+		
S. sphenophylla			+	+				
S. nummularia	+							
S. boganidensis	+							
S. hastata	+				+			
S. lanata	+		+		+	+		
S. polaris	+					+		+
S. phlebophylla		+		+				
S. chamissonis	+				+	+		
S. saxatilis	+							
S. alaxensis	+		+					
S. krylovii	+		+		+	+		
S. fuscecsens							+	
Виды рода *Carex*								
C. gynocrates	+						+	
C. tripartita	+					+		+
C. rupestris		+	+	+				
C. misandra	+				+	+	+	
C. lugens	+					+	+	
C. membranacea	+				+			
C. podocarpa	+	+	+		+	+		+
C. fuscidula					+		+	
C. scirpoidea					+		+	
C. nesophila		+	+	+	+			
C. rotundata	+				+	+		
C. eleusinoides	+					+		
C. saxatilis ssp. *laxa*	+					+		
C. ledebouriana							+	
C. stans	+					+	+	+
C. williamsii							+	
C. algida							+	
C. rariflora							+	
C. holostoma							+	

ТАБЛИЦА 6

Распределение биоморф по ЛЭ в районе среднего течения р. Амгуэмы

Биоморфы	ПАЛЭ	СЛЭ	КДЛЭ	КЭЛЭ	ГЛЭ	ОЛЭ	ТЛЭ	НЛЭ	Повсеместные виды
Травянистые									
А. Кистекорневые и короткокорневищные недерновинные	12	7	6	0	10	13	12	8	5
Б. Кистекорневые дерновинные	6	4	5	0	3	3	6	4	5
В. Кистекорневые со столонами	0	1	0	1	0	0	1	0	1
Г. Корневищные недерновинные	46	23	31	5	47	10	36	10	45
Д. Корневищные дерновинные	4	7	12	4	7	1	4	—	8
Е. Корневищные со стелющимися побегами	4	3	5	1	1	1	3	2	1
Ж. Стержнекорневые розеточные	28	19	25	7	16	3	8	3	15

Биоморфы	ПАЛЭ	СЛЭ	КДЛЭ	КЭЛЭ	ГЛЭ	ОЛЭ	ТЛЭ	НЛЭ	Повсеместные виды
З. Стержнекорневые подушечные	1	1	4	3	0	0	0	1	3
И. Клубневидные недерновинные	2	1	1	0	5	0	1	1	1
Всего травянистых	113	66	89	21	89	31	71	30	84
К. Кустарнички	4	6	7	6	3	0	2	1	10
Л. Кустарники	7	3	7	0	3	0	3	0	3
Всего с одревесневающими скелетными осями	11	9	14	6	6	0	5	1	13

в каждом ЛЭ имеется бо́льшая часть известных биоморф; во-вторых, каждая биоморфа распределена практически по всем ЛЭ; в-третьих, каждая биоморфа имеет какое-то число повсеместных видов. Чем крупнее объем биоморфы, тем больше в ней повсеместных видов.

Малочисленные жизненные формы также рассеиваются по набору ЛЭ, но не заполняют его целиком. Так, например, три вида деревьев в районе Телекайской рощи встречаются в двух ЛЭ (Кожевников, 1974а, б), при этом в ПАЛЭ имеется один эдификаторный вид *Chosenia arbutifolia*, а другой представлен единично (*Salix udensis*); в КДЛЭ *Betula cajanderi* ssp. *minutifolia* выступает в единичных случаях как эдификатор, но чаще отмечались одиночные деревца или группки из нескольких деревьев (рис. 10).

В табл. 7 показано сравнительное распределение экоморф по совокупности ЛЭ в окрестностях г. Анадыря и оз. Эльгыгытгын. Флористическое сходство этих пунктов невелико, а формирование флор, как показывает использование уравнения Престона (Preston, 1962), шло невзаимосвязанно. Поэтому напрашивается вывод, что распределение экоморф (весьма однотипное, как показывает табл. 7) не зависит от объема флор. К этому же выводу пришел К. Гумингэм (Gumingham, 1951) при сравнении флор песчаных дюн в Шотландии по формам роста и раункиеровским жизненным формам. Как и в случае с биоморфами, распределение экоморф по ЛЭ подчинено правилу: каждая экоморфа распределяется по большинству ЛЭ, причем чем больше объем экоморфы, тем большее число ее представителей характерно для каждого ЛЭ. Сосредоточения какой-либо экоморфы в каком-либо одном ЛЭ не происходит, хотя естественно, что каждая экоморфа имеет свой оптимум существования в каких-то определенных условиях: ксерофиты и мезоксерофиты тяготеют к КДЛЭ, мезофиты — к ГЛЭ и ПАЛЭ, гигрофиты — к ТЛЭ, гидрофиты — к ОЛЭ.

Если попытаться выяснить соотношение экоморф и биоморф, то, как показывает табл. 8, и в этом случае происходит распределение большинства единиц одной группы по большинству единиц другой. Этот же вывод мы должны сделать, изучая распределение экоморф или биоморф по семействам или по географическим группам, или географических групп — по семействам, или наоборот.

Специфику экологических режимов различных ЛЭ в пределах небольшого района отражает развитие растений. Наблюдения, проведенные в различных климатических условиях, показали, что существует распределение по ЛЭ разных растений, находящихся в одной и той же фенофазе. Особенно наглядно оно прослеживается по началу вегетации и зацветанию. Как только снег сходит с половины всей поверхности грунтов, в каждом ЛЭ обнаруживаются группы начавших вегетацию и зацветающих растений при значительном количестве еще не оживших.



Рис. 10. Окрестности Телекайской рощи.

На переднем плане ПАЛЭ небольшой речки. На второй надпойменной террасе — КДЛЭ (справа темнеют кусты ольховника), ее же горизонтальная поверхность — КЭЛЭ. Склон этой сопки — в основном КДЛЭ со многими ЭМ. Пятна — сомкнутая растительность ГЛЭ, стрелкой показан березнячок из *Betula cajanderi* высотой в среднем 3 м. Другие склоны гор — тоже КДЛЭ. Заснеженные вершины — нивальный пояс, практически лишенный растительности.

В качестве примера можно привести распределение видов по разным ЛЭ ранней весной в фазе цветения в окрестностях пос. Эгвекинот 20—24 VI 1973 (20 VI выпадал снег, образовавший покров мощностью 10 см): ПАЛЭ — *Salix alaxensis*, *S. saxatilis*, *Potentilla emarginata*, *Anemone*

ТАБЛИЦА 7

Соотношение экоморф в распределении по ЛЭ (в числителе — показатель анадырской флоры, в знаменателе — эльгыгытгынской)

Экоморфы	ПАЛЭ	СЛЭ	КДЛЭ	КЭЛЭ	ГЛЭ	ОЛЭ	ТЛЭ	НЛЭ	ЛЛЭ	ПГЛЭ	Повсеместные виды	Добавления *	Всего	Процент всей флоры
Ксерофиты (К)	0/0	2/2	5/2	2/1	0/1	0/1	0/0	0/0	0**/—**	0/—	0/0	2/0	9/5	1.9/1.9
Мезоксерофиты (Мк)	18/9	3/10	39/20	5/2	20/10	0/3	8/1	1/0	2/—	2/—	25/12	7/11	109/73	26.2/26.4
Мезофиты (М)	45/21	8/3	20/7	3/1	65/37	5/8	7/7	3/11	4/—	4/—	20/8	18/9	167/99	40/37
Мезофиты значительно опушенные (Мо)	4/7	1/1	14/9	5/1	8/10	0/2	2/3	0/1	0/—	1/—	7/4	2/0	34/31	8.2/11.6
Гидромезофиты (Гм)	2/2	0/0	1/0	0/0	5/2	1/1	5/5	4/4	1/—	0/—	0/0	1/2	16/23	3.9/8.6
Гигрофиты (Гг)	15/8	0/0	2/0	0/0	9/7	6/0	24/17	1/6	4/—	1/—	9/5	4/2	62/41	15.0/15.3
Гидрофиты (Гд)	1/0	0/0	0/0	0/0	0/2	13/1	2/5	0/4	3/—	0/—	0/0	0/0	19/12	4.6/4.5

* Добавления по литературным источникам и рабочим спискам Б. А. Юрцева (составлены в 1974 и в 1968 гг.).

** В районе оз. Эльгыгытгын ЛЛЭ и ПГЛЭ отсутствуют.

ТАБЛИЦА 8

Сравнительное распределение биоморф и экоморф

Обозначение биоморф по табл. 6	Обозначение экоморф по табл. 7							Обозначение биоморф по табл. 6	Обозначение экоморф по табл. 7						
	К	Мк	М	Мо	Гм	Гг	Гд		К	Мк	М	Мо	Гм	Гг	Гд
А	0/0	5/5	24/12	2/3	10/9	4/2	10/1	Ж	1/1	24/18	33/19	15/12	2/1	2/2	0/0
Б	3/2	10/12	10/6	0/0	0/0	15/9	0/0	З	0/0	4/4	0/0	1/1	0/0	0/0	0/0
В	0/0	0/0	0/0	1/0	0/0	1/0	0/0	И	0/0	1/0	7/2	0/0	1/1	0/0	0/0
Г	0/0	28/19	62/41	8/8	3/3	33/13	7/2	Пк *	2/1	1/1	2/0	0/0	0/0	0/0	0/0
Д	1/1	7/4	6/6	1/2	0/0	5/4	0/0	К	0/0	17/9	5/4	1/1	0/0	0/0	0/0
Е	0/0	5/0	6/3	1/1	0/0	3/1	0/0	Л	1/0	3/2	13/5	4/3	0/0	0/0	0/0

* Полукустарники.

richardsonii (единично), *A. sibirica* и др.; СЛЭ — *Saxifraga eschscholtzii*, *Potentilla elegans* и др.; КДЛЭ — *Oxytropis tschuktschorum*, *Salix phlebophylla*, *Rhodiola rosea*, *Draba nivalis*, *Kobresia bellardii*, *Dryas punctata* и др.; КЭЛЭ — *Androsace bungeana*, *A. ochotensis*, *Rhododendron parvifolium* и др.; ГЛЭ — *Empetrum nigrum*, *Arctous alpina*, *Lloyia serotina*, *Salix lanata* ssp. *richardsonii*, *S. chamissonis*, *Novosieversia glacialis*; ТЛЭ — *Eriophorum vaginatum*. НЛЭ не функционировал, так как снежники еще слабо протаяли. В 1972 г. весна в Эгвекиноте была более ранняя и аналогичное приведенному распределение цветущих видов наблюдалось 14—16 VI.

Повсеместные виды начинают развиваться раньше в каком-то одном ЛЭ, указывая на различия в динамике среды на разных местообитаниях. Более интересно то, что из неповсеместных, а часто весьма редких видов, характерных для одного какого-либо ЛЭ, обнаруживается некоторое число видов, продвинутых в развитии. Таким образом, ранней весной каждый ЛЭ характеризуется специфической для района группой цветущих растений. Анализ этих групп показал, что корреляция между сроками развития видов и их географическим распространением отсутствует, т. е. в группе цветущих оказываются виды с различными ареалами. Это соответствует сказанному ранее, а именно: один ЛЭ населяют виды с разным распространением.

Интересной особенностью фенологии чукотских растений является сравнительно позднее начало вегетации большей части представителей основных, ведущих семейств: *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Asteraceae*. По всей вероятности, это связано с адаптацией видов основных семейств к неустойчивой весенней погоде и с «выжиданием» того времени, когда маловероятны погодные катаклизмы. Среди характерных арктических семейств растений имеются такие, которые задерживаются в развитии ранней весной (*Caryophyllaceae*), развиваются массово (*Brassicaceae*), развиваются частично (*Ranunculaceae*).

Все сказанное выше о распределении различных признаков флоры по ЛЭ позволяет считать его одним из основных уровней экологического подразделения ландшафта. Любой признак флоры, взятый сам по себе, диспергируется по всему набору местных ЛЭ. В этом проявляется закон пространственно-временно́го «растекания» жизни.

Как климат различных пунктов классифицируется на континентальный и океанический, так и различные ЛЭ можно классифицировать

по этим же категориям, используя те же самые признаки (амплитуды температур и суммы осадков). При этом выясняется, что в промежуточных между континентальными и океаническими районах Чукотки происходит перекрытие «концевых участков» каналов ЛЭ. В результате этого перекрытия в одном районе обнаруживаются и континентальные и океанические виды растений. Иногда рядом встречаются растения, одно из которых не распространяется далее к западу, а другое, наоборот, к востоку; например, в районе моста через р. Амгуэму на левобережье встречаются рядом сходные по экологии *Rhododendron camtschaticum* (западный предел распространения) и *Saxifraga redowskiana* (восточный предел распространения).

В заключение остается отметить, что концепция ЛЭ пока использована только для арктических и субарктических районов Чукотки, но не вызывает сомнения целесообразность ее использования и в других безлесных районах.

ЛИТЕРАТУРА

Арманд Д. Л. (1975). Наука о ландшафте. М. — Городков Б. Н. (1946). Опыт классификации растительности Арктики. Сов. бот., 14, 1—2. — Кожевников Ю. П. (1973а). Американский элемент во флоре Чукотки. В кн.: Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое. (Тезисы). Хабаровск. — Кожевников Ю. П. (1973б). Ботанико-географические наблюдения на западе Чукотского полуострова. Бот. ж., 58, 7. — Кожевников Ю. П. (1974а). Флора и экологические условия района Телекайской рощи (Центральная Чукотка). Бот. ж., 59, 4. — Кожевников Ю. П. (1974б). Анализ флоры Телекайской рощи и ее окрестностей. Бот. ж., 59, 7. — (Кожевников Ю. П.). Kozhevnikov Yu. P. (1975). Some regularities in plant distribution in the Chukotka's tundras. Тез. докл. XII МБК. — Кожевников Ю. П. (1976а). Флора и экология ландшафтов в истоках р. Канчалан. В кн.: Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока. Владивосток. — Кожевников Ю. П. (1976б). Американский флористический элемент на Чукотке. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 3. Л. — Кожевников Ю. П., Т. В. Плиева. (1976). Центральноевропейский элемент во флоре Пинежского края. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 3. Л. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Сочава В. Б. (1970а). География и экология. Мат. V съезда Географ. общ. СССР. — Сочава В. Б. (1970б). Топология степных геосистем. — Сочава В. Б. (1971). География и экология. Докл. Инст. геогр. Сибири и Дальнего Востока, 29. — Сочава В. Б. (1974). Геотопология как раздел учения о геосистемах. В кн.: Топологические аспекты учения о геосистемах. Новосибирск. — Тихомиров Б. А. (1945). О происхождении лугового типа растительности в арктической Евразии. — Тихомиров Б. А. (1957). Динамические явления в растительности пятнистых тундр Арктики. Бот. ж., 42, 11. — Тихомиров Б. А. (1963). Очерки по биологии растений Арктики. Л.— Dansereau P. (1957). Biogeography: an ecological perspective. — Daubenmire R. F. (1947). Plants and environment. — Du Rietz G. E. (1929). Factors controlling the distribution of species in vegetation. — Geiger R. (1957). The climate near the ground. — Good R. (1964). The geography of the flowering plants. — Gumingham C. H. (1951). The use of life form and growth form in the analysis of community structure, as illustrated by a comparison of two dune communities. J. of ecol., 39, 2. — Odum E. P. (1959). Fundamentals of ecology. — Polunin N. (1960). Introduction to plant geography and some related sciences. — Preston F. W. (1962). The canonical distribution of commonness and rarity. Ecology, 43. — Rübel E. (1935). The replaceability of ecological factors and the law of the minimum. Ecology, 16. — Salisbury E. J. (1939). Ecological aspects of meteorology. Quart. jour. royal meteor. soc., 65, 281.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 III 1976.

SUMMARY

The article concerns the distinguishing of such ecological units of landscapes, which permit investigation of local floras in two connected aspects: 1) florogenetical and 2) modern dispersion of plants along different habitat complexes in tundras. These units named

ecobackgroungs were found to be large typological complexes of the habitats with the same surface geological strata (colluvia, alluvia, peat, etc.). The substrates influence very much ecological processes in tundra landscapes and can be regarded as an important character of the ecobackgrounds within one region or several regions united in an «okrug» (district).

Every ecobackground represents one migrational canal, which is not solid, but many-celled, spongious. In modern landscapes the species are dispersed in many ecobackgrounds according to the following characters: 1) analogous geography, 2) the same biomorph, 3) the same ecomorph, 4) the species of the same genus, 5) rare species in the region of interest, 6) certain phenophase of plants and others, allowing to group the plants. The main conclusion from the above is that an ecobackground is the fundamental ecological unit of landscape division in tundra zone. It is necessary to investigate the quantitative characters of plant dispersion along the ecobackgrounds system and the evolutionary consequences of it.

УДК 581.3 : 582.852

Т. Н. Наумова

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ НУЦЕЛЛЯРНОЙ ТКАНИ И НУЦЕЛЛЯРНАЯ ПОЛИЭМБРИОНИЯ У *OPUNTIA ELATA (CACTACEAE)*

T. N. NAUMOVA. SPECIFICITIES OF DEVELOPMENT OF NUCELLAR TISSUE AND NUCELLAR POLYEMBRYONY IN *OPUNTIA ELATA* (*CACTACEAE*)

Семенное воспроизведение у *Opuntia elata* Linke et Otto осуществляется за счет развития семян с нуцеллярными зародышами и апомиктическим эндоспермом. Половой процесс мы не наблюдали. Клетки яйцевого аппарата еще до опыления начинают дегенерировать. Из семи клеток зародышевого мешка жизнеспособной остается лишь центральная клетка. Наличие нормально развивающегося эндосперма является характерной чертой *O. elata*. Его развитие тесно связано с опылением. В процессе развития семени при наличии большого количества нуцеллярных зародышей эндосперм быстро потребляется ими и в зрелом семени почти отсутствует. При изучении формирования и развития нуцеллярной ткани обнаружено явление, не известное ранее для покрытосеменных, склонных к адвентивной эмбрионии. Оно состоит в том, что после опыления из краевых клеток нуцеллярного колпачка, непосредственно граничащих с зародышевым мешком, возникает молодая нуцеллярная ткань, клетки которой в дальнейшем являются источником нуцеллярных зародышей. Таким образом, в развивающихся семяпочках *O. elata* присутствует разновозрастная нуцеллярная ткань: старая, возникшая при формировании семяпочки и молодая, образовавшаяся после опыления, отдельные клетки которой дают начало нуцеллярным зародышам. Первые зародыши появляются через 5 недель после опыления. У нуцеллярных зародышей *O. elata* отчетливо выражен подвесок. На стадии образования семядолей зародыш имеет в корневом апексе зачаточный чехлик, в гипокотильном — формируются периблема, плерома, прокамбиальный тяж. Эпикотильный апекс выражен слабо и состоит из группы меристематических клеток. По эмбриогенезу они соответствуют типу поздно дифференцирующихся зародышей.

Для семян *O. elata* характерна полиэмбриония, нормально дифференцированы один или более зародышей семени. Все развивающиеся зародыши имеют нуцеллярную природу, половые зародыши не формируются.

Возможность образования жизнеспособных семян, минуя половой процесс, наблюдаемая у покрытосеменных, представляет несомненный интерес. Одним из способов, позволяющих растению сохранить семенное воспроизведение, является адвентивная эмбриония. При этом в семени развиваются один или несколько зародышей, которые образуются из клеток соматической ткани, непосредственно прилегающей к зародышевому мешку. У растений с крассинуцеллятными семяпочками зародыши формируются из клеток нуцеллуса, у растений с тенуинуцеллятными семяпочками — из клеток внутреннего интегумента. Нуцеллярная и интегументальная эмбриония широко распространена в природе и сейчас уже известна для более чем 30 семейств покрытосеменных растений (Наумова, Яковлев, 1972). Имеющиеся литературные данные свидетельствуют о том, что эмбриологически виды, склонные к адвентивной эмбрионии, изучены недостаточно полно. Особенно это относится к вопросу о закономерностях дифференциации клеток соматических тканей, дающих впоследствии зародыши неполовой природы. Изучение изменений соматических тканей, позволяющих отдельным ее клеткам переходить на иной, в данном случае эмбриональный путь развития, представляет практический и теоретический интерес.

Настоящее исследование посвящено изучению эмбриональных процессов, наблюдаемых у *Opuntia elata* после опыления. Эмбриологически этот вид ранее не исследовался. Выбор объекта определялся желанием провести подробное исследование вида, склонного к образованию нуцеллярных зародышей.

Из литературных данных известно, что большинство представителей рода *Opuntia* характеризуются способностью к образованию в семени множества нуцеллярных зародышей. Эмбриологически с разной степенью подробности ранее было исследовано 5 видов опунций: *O. vulgaris* (Ganong, 1898), *O. ficus-indica*, *O. leucanthe* (Montemartini, 1899), *O. aurantiaca* (Archibald, 1939), *O. dilenii* (Chopra, 1954; Tiagi, 1954; Maheshwari, Chopra, 1955). На основании изучения проростков полиэмбриония была обнаружена также у *O. tortispina* (Braun, 1860) и *O. rafinesquii* (Hull, 1915). Наиболее значительными из перечисленных являются работы индийских ученых (Chopra, 1954; Tiagi, 1954, 1955; Maheshwari, Chopra, 1955; Тиаги, 1960), которые описывают появление и начальные этапы формирования нуцеллярных зародышей у *O. dilenii*. Однако приведенные ими данные все же фрагментарны и не дают полного представления о сроках появления нуцеллярных зародышей, их эмбриогенезе, темпах развития. Подробный анализ литературных данных по эмбриологии сем. *Cactaceae* в целом сделан Тиаги (Tiagi, 1970).

Материал и методика

Материал для исследований собирался в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в течение 1973—1976 гг. Оранжерейный экземпляр *O. elata* достигает высоты около 5 м. В условиях оранжереи *O. elata* обильно цветет. Сбор материала был начат за несколько дней до начала цветения и продолжался вплоть до формирования почти зрелого семени с дифференцированными зародышами. Во время цветения осуществлялось искусственное опыление, после чего проводились темпоральные фиксации. Параллельно фиксировался и материал, не подвергшийся искусственному опылению, но при этом учитывалось время, прошедшее от начала раскрытия цветка. Использовался фиксатор FAA; материал обезвоживался и заключался в парафин по общепринятой методике. Срезы имели толщину 12—15 мкм. Препараты окрашивались проционовыми красителями и по Фёльгену с подкраской гематоксилином Эрлиха.

Результаты исследований

Эмбриональные структуры в период цветения. *O. elata* подобно другим представителям сем. *Cactaceae* имеет крассинуцеллятную цирцинотропную семяпочку с мощным нуцеллусом и двумя интегументами. Кроме этого, семяпочка окружена сильно разрастающимся фуникулюсом. Микропиле образовано внутренним интегументом. Продолжительность цветения от раскрытия цветка до увядания лепестков венчика — около 2 суток. Зрелые зародышевые мешки *O. elata* семиклеточные восьмиядерные, с трехклеточным яйцевым аппаратом, центральной клеткой и тремя антиподами. Центральная клетка имеет два крупных полярных ядра, которые в период цветения обычно лежат в верхней ее части, вблизи яйцевого аппарата (табл. I, *1*; IV, *1*). Цитоплазмы в клетке мало, она сосредоточена лишь в пристенной части ее, центральная же занята вакуолью. Антиподы эфемерны и обычно вскоре после клеткообразования начинают дегенерировать. Особое внимание у *O. elata* привлекают к себе клетки яйцевого аппарата (табл. I, *1*). Синергиды имеют грушевидную форму. В базальной части их отчетлево выражены нитчатый аппарат и крючковидные выросты, в терминальной находится крупная вакуоль. Однако цитоплазма синергид не совсем обычна, она пенистая и имеет множество мелких вакуолей; по-видимому, такое ее состояние свидетельствует о начинающейся дегенерации.

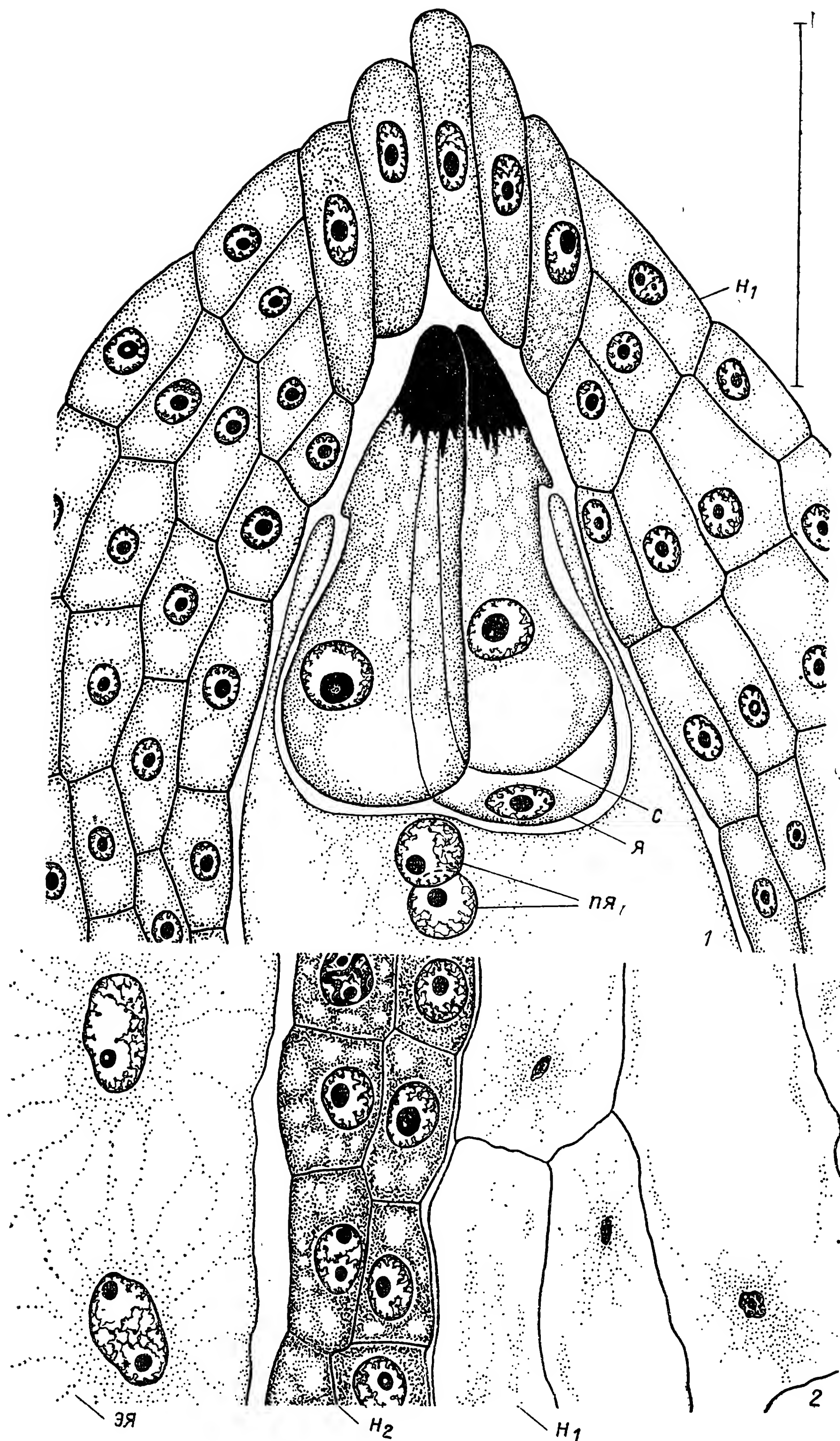


Таблица I

Зародышевый мешок *Opuntia elata* и окружающие его ткани до и после опыления.

1 — микропилярная часть зародышевого мешка с клетками яйцевого аппарата и окружающей их нуцеллярной тканью; *2* — фрагмент микропилярной части семяпочки (нуцеллярная ткань, прилегающая к центральной клетке, разновозрастна; она состоит из старой и молодой нуцеллярной ткани). *эя* — эндосперм ядерный, *я* — яйцеклетка, *с* — синергиды, *пя* — полярные ядра центральной клетки, $н_1$ — старая нуцеллярная ткань, $н_2$ — молодая нуцеллярная ткань.

Яйцеклетка по своим размерам несколько крупнее синергид, и ее терминальная часть выступает из-под них. Цитоплазмы в яйцеклетке настолько мало, что невозможно даже судить о ее структуре; почти вся полость ее занята очень крупной вакуолью. Ядро яйцеклетки несколько мельче, чем ядра синергид. Анализируя состояние клеток яйцевого аппарата разных зародышевых мешков, мы пришли к убеждению, что для большинства из них еще до опыления характерны в разной степени выраженные признаки дегенерации. В начале дегенерации клетки яйцевого аппарата сохраняют присущие им форму и структуру (табл. I, *1*). По мере развития семяпочки как яйцеклетка, так и синергиды приобретают характерные черты дегенерирующих клеток: ядра начинают окрашиваться красителями более интенсивно, цитоплазма сжимается и становится более грубо структурированой, вакуоли теряют округлую форму, общий объем клеток уменьшается.

Исследуя зрелые пыльцевые зерна *O. elata*, мы обнаружили, что более половины их сильно деформированы и, очевидно, нежизнеспособны. После искусственного опыления фертильные пыльцевые зерна, попадая на рыльце, прорастают. Пыльцевые трубки имеют направленный рост через ткани столбика к зародышевому мешку.

Эмбриональные структуры после опыления. Через 3 суток после искусственного опыления большинство пыльцевых трубок находится вблизи клеток яйцевого аппарата. Однако на пути к зародышевому мешку можно также наблюдать пыльцевые трубки, прекратившие рост (табл. IV, *2*). Лопнувших пыльцевых трубок и высвободившихся из них спермиев мы не наблюдали. В фертильных семяпочках, как правило, видны остатки пыльцевых трубок. Семяпочки, в которые пыльцевые трубки не проникали, вскоре погибают. При окраске проционовыми красителями путь следования пыльцевой трубки отчетливо выявляется и остается заметным вплоть до поздних стадий развития семяпочки. К этому времени состояние клеток яйцевого аппарата всех зародышевых мешков характеризуется усиливающимися процессами дегенерации. Следовательно, у *O. elata* вскоре после искусственного опыления становятся более отчетливо видны признаки дегенерации клеток яйцевого аппарата у всех сохранившихся к периоду цветения зародышевых мешков. Процесс двойного оплодотворения не происходит, так как дегенерирующие клетки яйцевого аппарата, очевидно, оказываются неспособными к выполнению свойственных им половых функций и вскоре гибнут, несмотря на наличие подошедших к ним пыльцевых трубок. В дальнейшем клетки яйцевого аппарата и пыльцевые трубки, находящиеся вблизи них, полностью дегенерируют, от них остаются лишь интенсивно окрашенные сгустки, которые прослеживаются и на более поздних стадиях развития. Таким образом, у *O. elata* после искусственного опыления из семи клеток, которые имеет зрелый зародышевый мешок, функционирующей остается лишь одна центральная клетка.

Эндосперм. После искусственного опыления центральная клетка, как и все ткани фертильных семяпочек, начинает интенсивно расти (табл. II, *1—3*). Через 3 суток после опыления полярные ядра смещаются из микропилярной в центральную часть клетки, где и происходит их слияние. Тройное слияние никогда не наблюдалось, поэтому с полной уверенностью судить о природе эндосперма трудно. Однако, принимая во внимание тот факт, что оплодотворения дегенерирующей яйцеклетки не происходит, а спермии внутри зародышевого мешка не обнаружены, с определенной долей уверенности можно предположить, что и оплодотворения центрального ядра эндосперма также не происходит. Эндосперм у *O. elata*, очевидно, по происхождению апомиктический, диплоидный. Развитие эндосперма начинается на 4—5 сутки после опыления. Через 7 суток после опыления в центральной клетке имеется уже значительное число ядер эндосперма (табл. II, *2*). Наиболее интенсивные ядерные деления наблюдаются в более густоплазменной халазальной зоне эндосперма. Вследствие нарушения митозов здесь часто возникают гигантские ядра.

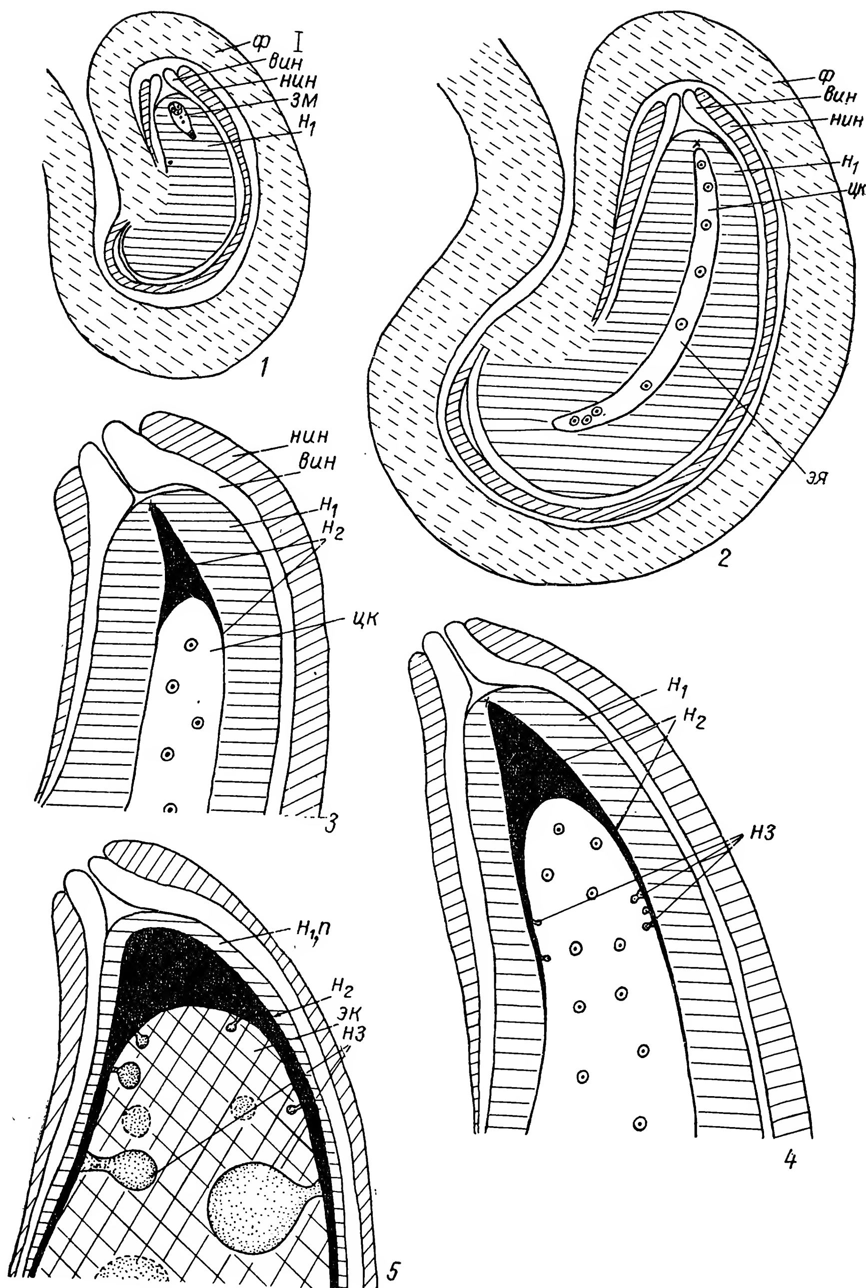


Таблица II

Развитие семяпочек *Opuntia elata* после опыления.

1 — семяпочка со зрелым зародышевым мешком (период цветения); *2* — семяпочка через 7 суток после опыления (клетки яйцевого аппарата дегенерировали, центральная клетка с развивающимся в ней эндоспермом значительно увеличилась); *3* — микропилярная часть семяпочки через 14 суток после опыления (центральная клетка продолжает расти, над ее микропилярной зоной расположена молодая нуцеллярная ткань); *4* — то же через месяц после опыления (центральная клетка увеличилась еще больше, молодая нуцеллярная ткань окружает ее в микропилярной и боковых частях, начинают появляться первые нуцеллярные зародыши); *5* — то же через 1.5 месяца после опыления (в центральной клетке развивается большое количество зародышей, в наиболее крупных из них началась дифференциация; эндосперм клеточный).

зм — зародышевый мешок; *цк* — центральная клетка; *эя* — эндосперм ядерный; *эк* — эндосперм клеточный. × — место расположения дегенерировавшего яйцевого аппарата; *нз* — нуцеллярные зародыши; $н_1$ — старая нуцеллярная ткань, образовавшаяся при возникновении семяпочки, $н_2$ — молодая нуцеллярная ткань, формирующаяся после опыления; *вин* — внутренний интегумент, *нин* — наружный интегумент; *ф* — фуникулюс; *п* — перисперм.

Одной из характерных черт развития эндосперма у исследуемого вида является наличие довольно длительной свободноядерной стадии (табл. II, *2—4*). К клеткообразованию эндосперм приступает более чем через месяц после начала своего развития. В период клеткообразования зародыши в нем обычно довольно крупные, шаровидные, с обособившимся дерматогеном. Вследствие того что в семени *O. elata* развивается множество зародышей, эндосперм используется ими очень интенсивно. Более длительное время клеточный эндосперм сохраняется лишь в халазальной части семени.

Н у ц е л л у с. У *O. elata* источником формирования зародышей служит нуцеллярная ткань, непосредственно прилегающая к зародышевому мешку. Нами проведен анализ последовательных изменений этой ткани, связанных с переходом отдельных ее клеток на эмбриональный путь развития. До цветения и в период цветения нуцеллус у *O. elata* многослойный (табл. I, *1*; IV, *1*). Основная масса ткани, прилегающая к зародышевому мешку в его боковых и халазальной частях, состоит из довольно крупных клеток, имеющих одну или несколько вакуолей, крупные ядра и незначительное количество цитоплазмы. Клетки микропилярной зоны нуцеллуса несколько отличаются от других клеток этой ткани. Они более густоплазменные, имеют вытянутую форму и распологаются в 4—5 рядов над яйцевым аппаратом (табл. I, *1*; IV, *1*). После опыления начинается очень интенсивный рост как центральной клетки, так и нуцеллуса (табл. II, *1—5*; IV, *2*). Увеличение объема нуцеллуса в его боковых и халазальной частях происходит в основном за счет растяжения клеток, так как способность к делению ими к этому времени уже утрачивается. Клетки же микропилярной зоны нуцеллуса интенсивно делятся и формируют массивный нуцеллярный колпачок (табл. IV, *2*, *3*). Они некоторое время остаются густоплазменными, но в дальнейшем также увеличиваются в размерах и становятся сходными со всеми остальными клетками нуцеллуса. Исключение составляют лишь краевые клетки нуцеллярного колпачка, лежащие вблизи от дегенерировавшего яйцевого аппарата. Они длительное время остаются густоплазменными с более крупными ядрами, т. е. по морфологическим признакам похожи на меристематические. Дальнейшая их роль принципиально отличается от таковой других клеток нуцеллуса. Как показали проведенные исследования, приблизительно через 2 недели после искусственного опыления эти меристематические клетки нуцеллярного колпачка приступают к интенсивным делениям, приводящим впоследствии к образованию молодой нуцеллярной ткани. Особенно интенсивно эта ткань развивается в районе своего первоначального возникновения — над микропилярной частью центральной клетки (табл. II, *3—5*; IV, *3*). Сначала эта новая ткань заполняет место дегенерировавшего яйцевого аппарата, затем зона, занимаемая ею, расширяется и молодая нуцеллярная ткань разрастается вдоль центральной клетки. Вскоре центральная клетка почти до половины своей длины оказывается окруженной как капсулой молодой нуцеллярной тканью. Эта ткань в районе боковых частей центральной клетки состоит обычно из 1—3 слоев клеток. Последние имеют незначительные размеры, крупные ядра и мелкие вакуоли (табл. I, *2*; IV, *4*). Этим молодая нуцеллярная ткань резко отличается от первоначальной нуцеллярной ткани, возникшей при формировании семяпочки, которая на данном этапе развития имеет очень крупные клетки, почти лишенные цитоплазматического содержимого, а часто и ядер (табл. I, *2*). Позднее в молодой нуцеллярной ткани начинают обособляться отдельные более крупные и густоплазменные инициальные клетки, которые дадут начало нуцеллярным зародышам. Обособление инициальных клеток у *O. elata* подобно другим покрытосеменным, склонным к адвентивной эмбрионии, сопровождается, по нашему мнению, дезорганизацией молодой нуцеллярной ткани.

Э м б р и о г е н е з. Нуцеллярные зародыши у *O. elata* в связи со спецификой формирования нуцеллярной ткани могут возникать как в микропилярной, так и в боковых ее частях, граничащих с центральной клеткой.

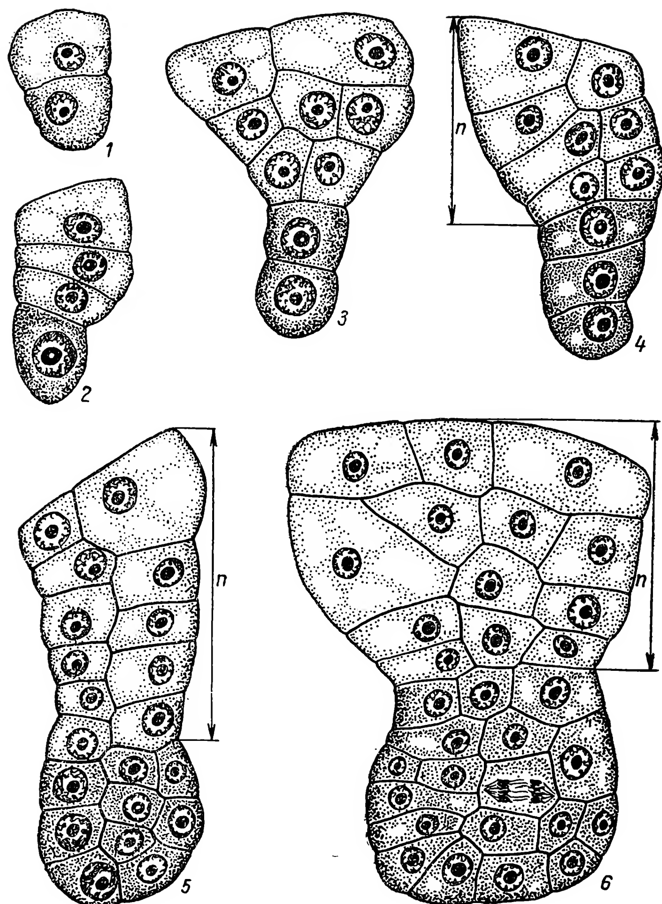


Таблица III

Эмбриогенез нуцеллярных зародышей *Opuntia elata*.

1—4 — начальные этапы развития нуцеллярных проэмбрио; *5—6* — многоклеточные проэмбрио с отчетливо выделяющимися массивными крупноклеточными подвесками несколько разной формы и зоной собственно зародыша, характеризующейся началом обособления дерматогена; *7, 8* — глобулярные зародыши с массивными подвесками и обособившимся дерматогеном; *9* — нуцеллярный зародыш на стадии образования семядолей.
п — подвесок, *д* — дерматоген, *мк* — меристематические клетки, *кч* — корневой чехлик, ***прт*** — прокамбиальный тяж, *э* — эпикотиль.

Следует отметить, что у исследуемого вида наиболее интенсивно развиваются нуцеллярные зародыши, возникшие ближе к средней части центральной клетки. Эти зародыши быстрее других приступают к дифференциации. Нуцеллярные зародыши микропилярной области, как правило, более мелкие и часто остаются недоразвитыми. У других же покрытосеменных микропилярные адвентивные зародыши оказываются в лучшем положении и развиваются более интенсивно. Мы полагаем, что такое не совсем обычное явление связано с особенностями строения и развития семяпочки *O. elata*. Наличие нуцеллярного колпачка, а впоследствии формирование дополнительной ткани создают в этой части многослойный нуцеллус. Транспорт питательных веществ в микропилярную зону с развивающимися там зародышами через столь мощную нуцеллярную ткань, очевидно, оказывается затруднительным. Эта ткань долгое время не разрушается. Основной приток питательных веществ с связи с этим, по-видимому, осуществляется через проводящий пучок фуникулюса. В связи с этим нуцеллярные зародыши, возникшие вдали от микропилярной зоны, лучше обеспечиваются питательными веществами и развиваются более интенсивно (табл. II, *5*). Нуцеллярные зародыши у *O. elata* появляются через 4.5—5 недель после искусственного опыления. Первые деления ну-

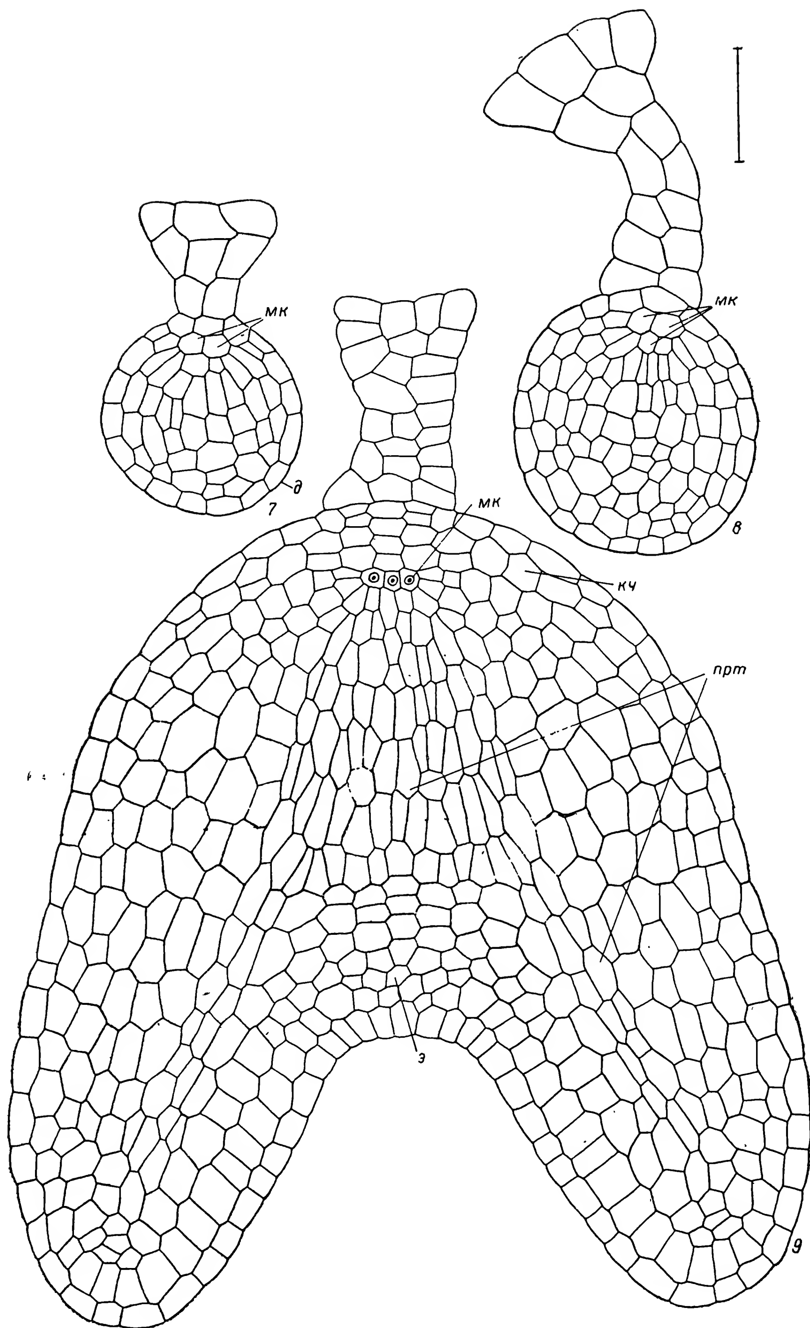
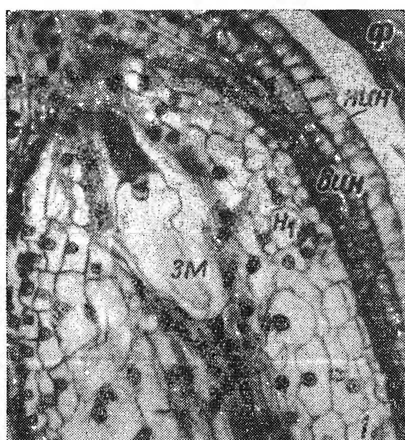
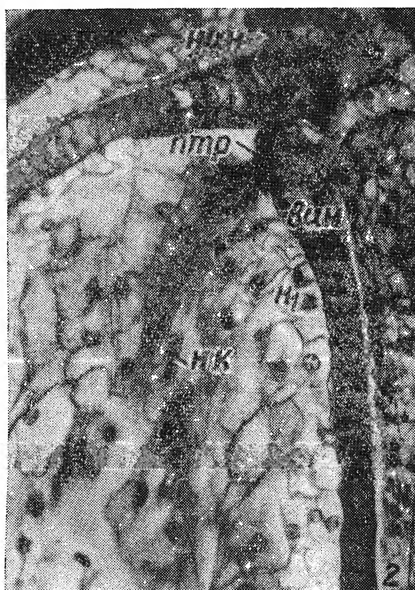
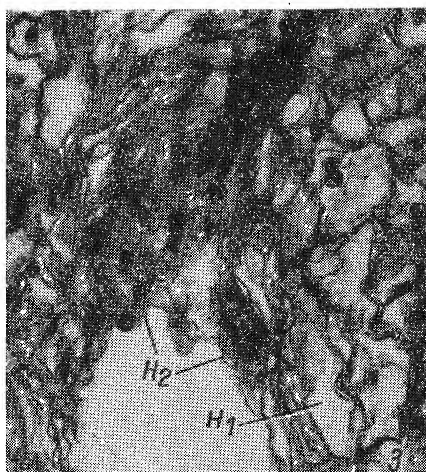


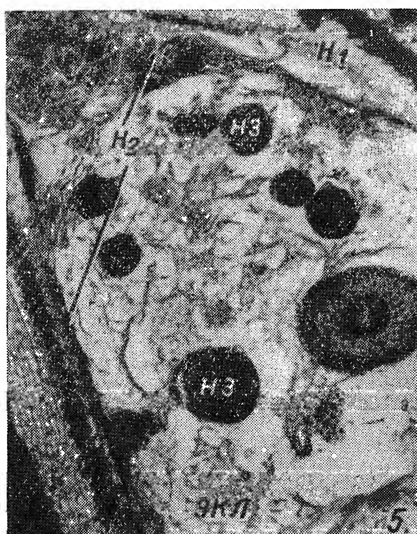
Таблица III (*продолжение*).

целлярных проэмбрио лишены четкой закономерности, но все же они обеспечивают их направленный рост в полость центральной клетки. В проэмбрио различаются 2 зоны: базальная и терминальная. Клетки базальной части, граничащие с нуцеллусом, обычно более крупные и менее густоплазменные по сравнению с клетками его терминальной зоны (табл. III, *1*—*4*). Следует отметить, что у нуцеллярных проэмбрио *O. elata* наиболее интенсивные деления первоначально наблюдаются в базальной зоне, они приводят к формированию массивного многоклеточного подвеска (табл. III, *1*—*6*), необходимого, очевидно, для наилучшего обеспечения зародыша питанием. После того как подвесок становится многоклеточ-









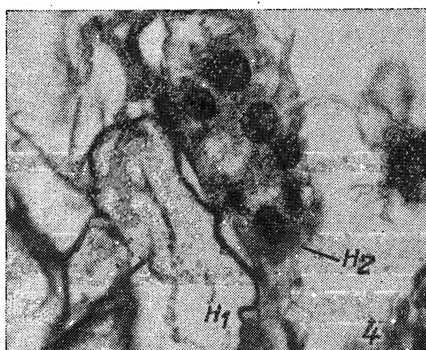


Таблица IV

Эмбриональные структуры *Opuntia elata*.

1 — семяпочка со зрелым зародышевым мешком (в период цветения); *2* — фрагмент микропилярной зоны семяпочки через 7 суток после опыления (видны наружный, внутренний интегументы и массивный нуцеллярный колпачок; вблизи микропиле находится прекратившая рост пыльцевая трубка, яйцевой аппарат дегенерировал); *3* — микропилярная часть семяпочки (через 14 суток после опыления) в начальный период формирования молодой нуцеллярной ткани; *4* — часть семяпочки вблизи микропилярной зоны (видны центральная клетка с ядерным эндоспермом и прилегающая к ней молодая нуцеллярная ткань); *5* — микропилярная часть семяпочки (в центральной клетке несколько нуцеллярных зародышей и интенсивно используемый ими клеточный эндосперм).
птр — пыльцевая трубка, прекратившая рост; *нк* — нуцеллярный колпачок; *экл* — эндосперм клеточный; остальные обозначения — как в табл. II.

ным, начинается развитие собственно зародыша. Сначала он линейный (табл. III, *1—4*), позднее — шаровидный (табл. III, *5—8*). Первым признаком дифференциации проэмбрио является обособление дерматогена (табл. III, *5*, *6*). У глобулярных зародышей при сформированном дерма-

тогене отсутствуют какие-либо другие признаки дифференциации. Лишь позднее в базальной части зародышей, непосредственно под дерматогеном появляются активные меристематические клетки, которые функционируют впоследствии, очевидно, как инициали и дают начало тканям и органам зародыша (табл. III, *7—9*). На стадии формирования семядолей у зародышей уже отчетливо различаются зоны корня, гипокотиля и эпикотиля (табл. III, *9*). Наиболее развита область гипокотиля, в ней выделяются периблема, плерома и прокамбиальный тяж. Эпикотиль выражен слабо и представлен группой меристематических клеток. На этой стадии развития зародыши окружены клеточным эндоспермом, который ими очень интенсивно потребляется. Наряду с эндоспермом в семени присутствует также в незначительном количестве и перисперм (табл. II, *5*). Семенная оболочка формируется наружным, внутренним интегументами и мощным фуникулюсом. Следует отметить, что, появившись, нуцеллярные зародыши развиваются очень быстро. Дифференцированные зародыши с довольно крупными семядолями можно наблюдать через 10—14 суток после начала их развития. Для *O. elata*, как и для большинства других опунций, характерна полиэмбриония. Нуцеллярные зародыши (табл. II, *5*; IV, *5*) образуются разновременно, поэтому в семени можно обнаружить разновозрастные зародыши от только что возникших до вполне сформированных.

Заключение

В результате эмбриологического изучения *O. elata* были выявлены характерные особенности как рода *Opuntia* в целом, так и некоторые закономерности, не наблюдавшиеся ранее у покрытосеменных растений, склонных к адвентивной эмбрионии.

Зрелые зародышевые мешки *O. elata* семиклеточные восьмиядерные. Характерной их особенностью является состояние клеток яйцевого аппарата. Нами показано, что еще до опыления как синергиды, так и яйцеклетки большинства зародышевых мешков характеризуются признаками дегенерации, выраженными в разной степени. Несмотря на наличие пыльцевых трубок вблизи зародышевых мешков, оплодотворение не наблюдалось. Очевидно, у *O. elata* клетки яйцевого аппарата большинства зародышевых мешков к периоду цветения утрачивают половые потенции вследствие начавшейся дегенерации. У других эмбриологически изученных видов опунции, согласно литературным данным, полового процесса также не наблюдалось. Подобно *O. elata* у них обнаруживались лишь пыльцевые трубки вблизи клеток яйцевого аппарата (Maheshwari, Chopra, 1955; Tiagi, 1970). Очевидно, отсутствие оплодотворения является характерной чертой опунций, склонных к нуцеллярной полиэмбрионии. У большинства покрытосеменных с адвентивной эмбрионией на основании анализа литературных данных (Наумова, Яковлев, 1972) выяснилось, что, как правило, сохраняются нормально развитые элементы зародышевых мешков и фертильные пыльцевые зерна. В связи с генетически закрепленной склонностью к адвентивной эмбрионии и сохранением структур, необходимых для осуществления полового процесса у них, семенное воспроизведение осуществляется в равной мере как за счет апомиксиса, так и амфимиксиса. Опунции, очевидно, представляют собой пример либо очень ограниченного проявления амфимиксиса, либо полной его утраты.

При изучении развития нуцеллярной ткани у *O. elata* обнаружено не известное ранее явление для видов, склонных к нуцеллярной полиэмбрионии: спустя 2 недели после искусственного опыления отдельные краевые густоплазменные клетки нуцеллярного колпачка, непосредственно прилежащие к области яйцевого аппарата, приступают к интенсивным делениям и формируют молодую нуцеллярную ткань, которая как капсула окружает центральную клетку от микропилярной части почти до ее середины. Отдельные клетки этой молодой нуцеллярной ткани и являются источником нуцеллярных зародышей. Таким образом, у *O. elata*

к началу эмбриогенеза в семяпочке присутствует разновозрастная нуцеллярная ткань: старая, возникшая при формировании семяпочки, и молодая, — образовавшаяся после опыления и гибели клеток яйцевого аппарата. У других опунций подобное явление не описано, но это еще не значит, что молодая нуцеллярная ткань у них не формируется. Для изучения генезиса соматической ткани необходимы последовательные исследования с точным учетом времени, прошедшего после опыления. Если этого не придерживаться и изучать материал, собранный с большими интервалами во времени, как это в большинстве случаев и делается, то формирование молодой нуцеллярной ткани может остаться незамеченным. Поэтому имеет ли место такое же явление у других покрытосеменных с нуцеллярной полиэмбрионией, сказать пока невозможно; для этого необходимы дальнейшие исследования. Ранее нами было изучено развитие ткани внутреннего интегумента у бересклетов (Наумова, 1970). При сравнении опунций и бересклетов с уверенностью можно сказать, что у последних инициальные клетки адвентивных зародышей обособляются непосредственно в ткани внутреннего интегумента, возникшего при формировании семяпочки, и новая ткань, подобная молодой нуцеллярной ткани *O. elata*, у бересклетов не формируется.

При изучении формирования эндосперма у *O. elata* удалось отметить некоторые закономерности, касающиеся его возникновения и темпов развития. Возможность образования апомиктического эндосперма у *O. elata* тесно связана с опылением. При отсутствии в тканях семяпочки пыльцевой трубки эндосперм, как правило, не формировался и такие семяпочки впоследствии погибали. Возможно, наличие пыльцевой трубки и продуктов ее разложения является необходимым стимулом для развития апомиктического эндосперма. Отличительная особенность эндосперма *O. elata* — очень продолжительная ядерная стадия, которая длится 5 недель и более. Клеткообразование в эндосперме начинается лишь при наличии в семени шаровидных зародышей с отчетливо обособившимся дерматогеном. Учитывая тот факт, что формирование нуцеллярных зародышей начинается через 4.5—5 недель после опыления, можно предположить существование зависимости между продолжительностью ядерной стадии эндосперма и появлением нуцеллярных зародышей. В отношении степени развития эндосперма в роде *Opuntia* и сем. *Cactaceae* в целом нами высказано и обосновано мнение, противоположное существующему в литературе. Согласно данным индийских ученых (Maheshwari, Chorpa, 1955; Tiagi, 1970), считается, что эндосперм у опунций развит слабо, к клеткообразованию не приступает и в зрелых семенах отсутствует. Исследуя *O. elata*, мы обнаружили, что эндосперм у этого вида развивается нормально, от ядерного состояния он переходит к клеткообразованию и на стадии шаровидных зародышей заполняет весь объем семени. Но в дальнейшем, при развитии в семени большого количества нуцеллярных зародышей, эндосперм быстро ими потребляется и в зрелом семени, действительно, сохраняется в очень малых количествах. Наблюдения Тиаги и других исследователей касались именно таких опунций, для которых была характерна нуцеллярная полиэмбриония. Вероятно, эндосперм их объектов подобно *O. elata* использовался развивающимися зародышами очень интенсивно, так что к зрелому состоянию семени он почти не сохранялся. Предыдущие исследователи (Maheshwari, Chopra, 1955) проследили лишь развитие генеративных структур *O. dilenii* от момента опыления до появления и начала развития нуцеллярных зародышей, когда эндосперм был еще ядерным. Более поздние стадии развития, когда, по нашим данным, эндосперм переходит к клеткообразованию, ими не изучались. В связи с этим в литературе и могло сложиться представление о слабой степени развития эндосперма у опунций. Полученные нами данные опровергают это представление. Считаем, что наличие нормально развивающегося эндосперма есть характерная черта опунций.

Эмбриогенез нуцеллярных зародышей покрытосеменных растений исследован слабо. Относительно опунций известно лишь, что их нуцелляр-

ные зародыши в единичных случаях имеют подвесок (Maheshwari, Chopra, 1955). У *O. elata* первые нуцеллярные зародыши появляются через 4.5—5 недель после искусственного опыления. Столь длительный период необходим, очевидно, для перестройки и подготовки нуцеллуса к образованию нуцеллярных зародышей. Для других опунций с нуцеллярной полиэмбрионией сроки начала эмбриогенеза неизвестны. На ранних стадиях эмбриогенеза у *O. elata*, как и у других покрытосеменных с адвентивными зародышами, отсутствует четкая закономерность в последовательности клеточных делений. Первоначально наиболее интенсивные деления наблюдаются в базальной зоне, что приводит к формированию массивного подвеска, лишь после этого начинается развитие собственно зародыша. У шаровидных зародышей при наличии дерматогена другие признаки дифференциации отсутствуют. После появления в базальной части зародыша зоны меристематических клеток в нуцеллярных зародышах *O. elata* начинаются процессы дифференциации. Формируются корневой и эпикотильный апексы, а также гипокотиль. Эмбриогенез нуцеллярных зародышей у *O. elata*, по нашему мнению, соответствует типу поздно дифференцирующихся зародышей. Этот тип эмбриогенеза был впервые выделен Хациус и Бандари (Haccius, Bhandari, 1975). В семенах *O. elata* развивается обычно несколько зародышей, и все они имеют нуцеллярную природу. Образование половых зародышей у *O. elata* не обнаружено.

ЛИТЕРАТУРА

Н а у м о в а Т. Н. (1970). Полиэмбриония у *Euonymus macroptera* Rupr. и *E. planipes* (Koehne) Koehne. Бот. ж., 55, 9. — Н а у м о в а Т. Н., М. С. Я к о в л е в а. (1972). Адвентивная эмбриония у покрытосеменных растений. Бот. ж., 57, 8. — Т и а г и Я. Д. (1960). Эмбриологические и анатомические исследования в связи с положением семейства в системе покрытосеменных растений. Вестн. МГУ, 6, Биология, почвоведение, 4. — A r c h i b a l d E. P. (1939). The development of the ovule and seed of jointed cactus (*Opuntia aurantica* Lindl.) S. Afr. J. sci., 36 : 195—211. — B r a u n A. (1860). Über Polyembryonie und Keimung von Coelebogyne, ein Nachtrag zu der Abhendlung über Parthenogenesis bei Pflanzen. — C h o p r a R. N. (1954). Polyembryony in *Opuntia dilenii* L. Curr. Sci., 23 : 130—131. — G a n o n g W. F. (1898). Upon polyembryony and its morphology in *Opuntia vulgaris*. Bot. gaz., 25 : 221—228. — H a c c i u s B., N. N. B h a n d a r i. (1975). Delayed histogen differentiation as common primitive character in all types of non-zygotic embryos. Phytomorphology, 25, 1. — H u l l E. D. (1915). Polyembryony in *Opuntia rafinesquii*. Am. Bot., 21 : 56—57. — M a h e s h w a r i P., K. N. C h o p r a. (1955). The structure and development of the ovule and seed of *Opuntia dilenii* Haw. Phytomorphology, 5, 1. — M o n t e m a r t i n i L. (1899). Contributo allo studio del anatomic del frutto e del seme della Opunzie. Atti. Inst. Bot. Univ. Pavio. II, 5 : 59—68. — T i a g i V. D. (1954). Studies in the floral morphology of *Opuntia dilenii* Haworth. Bot. Not., 4 : 343—356. — T i a g i V. D. (1955). Studies in floral morphology. II. Vascular anatomy of the flower of certain species of the *Cactaceae*. J. Indian Bot. Soc., 4 : 408—428. — T i a g i V. D. (1970). *Cactaceae*. Bull. Indian nat. Sci. acad., 41 : 23—35.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 VI 1977.

SUMMARY

Seed production in *Opuntia elata* Linke et Otto is maintained by means of development of seeds with nucellar embryos and apomictic endosperm. The cells of the egg apparatus begin to degenerate already before pollination, amphimixis does not take place. Of the seven cells of embryo sac only the central one remains vital. The presence of normally developed endosperm is the characteristic feature of *Opuntia elata*. Its capacity for development is closely connected with pollination. In mature seed endosperm is practically absent after having been intensly used by numerous embryos of the seed. A phenomenon has been found, earlier unknown for angiospers inclined to nucellar polyembryony, namely the formation of different age nucellar tissues: the old one, forming and developing simultaneously with other tissues of the ovule and the young one, being formed after the pollination. They differ greatly both morphologically and functionally. The nucellar embryos, which begin to develop 4.5—5 weeks after the pollination, initiate only from the cells of young nucellar tissue. In the type of embryogenesis they correspond to the late differentiations embryos. Polyembryony is characteristic of the seeds.

УДК 581.132 : 58.036

Л. И. Егорова, О. А. Семихатова, О. С. Юдина

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РЕАКТИВАЦИЮ ФОТОСИНТЕЗА ПОСЛЕ ТЕПЛОВОГО ПОВРЕЖДЕНИЯ

L. I. EGOROVA, O. A. SEMIKHATOVA, O. S. YUDINA. INFLUENCE OF TEMPERATURE ON THE REACTIVATION OF PHOTOSYNTHESIS AFTER HEAT INJURY

Листья проростков кукурузы подвергали прогреванию (10 мин при 42°), затем прослеживали процесс реактивации подавленного фотосинтеза при разной температуре на свету и в темноте. Температура в 3 и 40° усиливала повреждение фотосинтеза. В пределах от 10 до 30° реактивация фотосинтеза осуществлялась с одинаковой скоростью. Реактивация фотосинтеза на свету ускоряется, если прогретые листья предварительно несколько часов выдержать в темноте. Полученные результаты объясняются тем, что реактивация фотосинтеза представляет собой результирующую деструктивного последействия и репараторного процесса из двух составляющих — световой и темновой. Исследуется взаимодействие между ними.

Сведения о длительных изменениях фотосинтеза после теплового повреждения листьев содержатся всего в нескольких работах (Ewart, 1896; Montfort et al., 1955, 1957; Лютова, 1962; Семихатова и др., 1962; Семихатова, 1964; Bauer, 1972; Беликов, Мелехов, 1975; Егорова, 1976а, б; Семихатова, Егорова, 1976; Петров, Лоскутников, 1977). К настоящему времени установлены только общие закономерности изменения подавленного прогреванием фотосинтеза. Известно, что при слабом прогревании листьев, когда повреждены только самые термолабильные функции, к которым принадлежит фотосинтез, подавление этого процесса обратимо, т. е. после прекращения повреждающего воздействия со временем происходит реактивация фотосинтеза. Однако условия, ускоряющие или замедляющие этот процесс, еще практически не исследованы. В частности, почти ничего не известно о том, какое влияние на скорость реактивации фотосинтеза оказывают температурные условия, при которых находятся листья после прогревания. Насколько нам известно, только в одной работе (Benzioni, Itai, 1973) есть указание, что фотосинтез не восстанавливается, если листья содержатся при 0°, поэтому в исследовании длительного последействия погревания листьев на фотосинтез мы изучали влияние на восстановление фотосинтеза не только света (Семихатова, Егорова, 1976), но и температуры. В настоящей статье излагаются результаты опытов, в которых варьировалась температура хранения листьев в темноте или на свету после теплового повреждения их фотосинтеза.

Методика

Объектом исследования служили закончившие рост первые листья 9—20-дневных растений кукурузы *Zea mays* L. (сорт Заря), выращенных под люминесцентными лампами в оранжерее (освещенность около 10 000 лк). Измерение фотосинтеза проводили с помощью оптико-акустического газоанализатора ОА 2210, работающего по дифференциальной схеме, в токе

воздуха (30 л/час) при естественной концентрации CO_2 0.03% (Вознесенский и др., 1965; Карпушкин, 1971; Janáč et al., 1971).

Условия измерения фотосинтеза во всех опытах были одинаковы: освещенность 8000 лк (лампа накаливания мощностью 150 Вт с водным экраном), температура воздуха в листовой камере 23—24°, лист нагревался при включении света на 2.5—3.5°. Длительность измерений фотосинтеза составляла 30—40 мин, так как отсчет показаний прибора (по ленте самописца) производили только после установления стационарного уровня интенсивности фотосинтеза. Периодические измерения показали, что интенсивность фотосинтеза срезанного листа, который выдерживается в темноте при комнатной температуре, в течение 2—3 дней сохраняется на постоянном уровне.

Для прогревания листьев использовали водный ультратермостат, куда помещали листовую камеру; температура листьев в ней достигала заданного уровня за 2—3 мин. Определения температуры листьев проводили с помощью медь-константановой термопары. Поскольку целью работы было изучение реактивации фотосинтеза, применялось только кратковременное (10 мин) и относительно слабое (42°) прогревание листьев, приводящее к обратимому подавлению фотосинтеза. Контроль за водным режимом листьев, проводимый путем взвешивания, свидетельствовал о том, что на протяжении всего опыта содержание воды в листьях оставалось неизменным.

В каждом опыте у одной и той же пробы листьев фотосинтез измеряли до прогревания (исходная интенсивность), непосредственно после прогревания (остаточный фотосинтез) и в период хранения в условиях заданной температуры. У всех проб, отобранных с проростков одного срока выращивания, исходный и остаточный фотосинтез, так же как и скорость реактивации фотосинтеза, в одинаковых условиях очень сходны: их колебания не превышают 10%. Если же сравнивать эти величины у проб, взятых с выращенных в разное время проростков, то колебания их очень велики (температурные условия выращивания проростков непостоянны). Поэтому на рисунках приведены результаты нескольких индивидуальных опытов из большого числа (7—20) проведенных по каждому разбираемому в работе вопросу.

Результаты опытов

В первой серии опытов нами исследовалась реактивация подавленного фотосинтеза при температурах 3, 10, 20, 30, 35 и 40°. Длительность хранения листьев при заданной температуре варьировала от 3 до 24 час. (напомним, что само измерение фотосинтеза проводилось всегда при 23—24°).

Если прогретые листья хранились при низкой (3°) или при высокой (40°) температурах, то происходило дальнейшее снижение скорости фотосинтеза, т. е. фотосинтез падал более, чем в первый момент после прогревания листьев (рис. 1). Следовательно, низкая положительная и высокая температуры оказались неблагоприятными для восстановления фотосинтеза в темноте. Это не было неожиданным, поскольку в цитированной выше работе Бенциони и Итаи при 0° не наблюдали реактивации фотосинтеза прогретых листьев табака.

Непредвиденные результаты были получены нами в интервале умеренной температуры: увеличением температуры хранения прогретых листьев от 10 до 30° не удалось ускорить темновое восстановление фотосинтеза. Интенсивность фотосинтеза, отмеченная как после 8-часового, так и после более длительного (24 часа) хранения листьев при повышенной температуре (рис. 1, *А—В*), была такой же, как после 20°. После суточного выдерживания листьев кукурузы при температуре 10° фотосинтез несколько снижен по сравнению с 20°. Это, по-видимому, результат длительного охлаждения теплолюбивого объекта.

Как видно из рис. 1 и как уже указывалось ранее (Семихатова, Егорова, 1976; Петров, Лоскутников, 1977), восстановление подавленного фото-

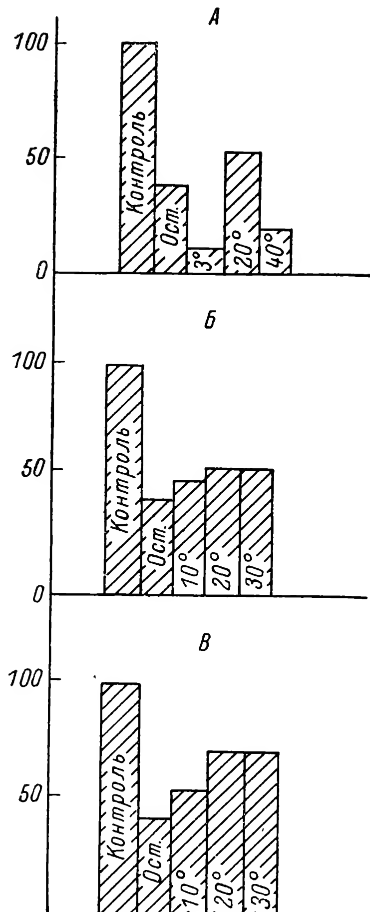


Рис. 1. Реактивация фотосинтеза прогретых листьев кукурузы в темноте в условиях различной температуры.

Листья хранились при указанной температуре в течение 8 (*А*, *Б*) или 24 (*В*) час.
Ост. — остаточный фотосинтез, отмеченный через 30 мин. после прогревания листьев; *А*—*В* — повторности опыта. *На оси ординат* — интенсивность фотосинтеза (в %).

синтеза при выдерживании листьев в темноте происходит очень медленно. Достоверное увеличение интенсивности фотосинтеза отмечается лишь после длительного времени, поэтому может возникнуть сомнение в том, осуществляется ли вообще репарация теплового повреждения фотосинтеза в темноте. Однако опыты доказывают, что после периода хранения прогретых листьев в темноте существенно увеличивается скорость световой реактивации фотосинтеза. Если сопоставить скорости реактивации фотосинтеза на свету в первый период после прогревания листьев и после нескольких часов хранения их в темноте, то видно (рис. 2), что последняя выше. Очевидно, в эти два периода (сразу после температурного воздействия и через несколько часов) прогретые листья имеют определенные качественные различия. За время хранения в темноте в них прошли какие-то процессы, обеспечивающие возможность быстрой реактивации фотосинтеза на свету, т. е. шла репарация повреждения.

На рис. 3 представлены результаты опытов, в которых прогретые листья выдерживали в темноте при разной температуре, а затем переносили их на свет и несколько раз или длительное время непрерывно измеряли фотосинтез, прослеживая его восстановление почти до исходной интенсивности. Реактивация фотосинтеза на свету во всех пробах протекала с одинаковой и большой скоростью. Очевидно, необходимые для этого подготовительные процессы прошли при всех созданных температурных условиях. Данные рис. 3 не говорят о скоростях этих процессов при разной температуре, но доказывают, что за испытанные в опытах сроки (6—8 час.) они уже завершились. Следовательно, репарация теплового повреждения в темноте осуществляется в довольно широких пределах температуры — от 10 до 30°. Вместе с тем интенсивность фотосинтеза, однократно измеренная после хранения листьев в темноте, одна и та же при разной температуре (рис. 1). Нам кажется, что этот факт важен не только для выяснения условий, которые способствуют скорейшему восстановлению фотосинтеза в поврежденных высокой температурой листьях, но и для понимания происходящих при повреждении листа процессов. Анализ этих процессов мы попытаемся дать при обсуждении, а сейчас изложим результаты опытов, в которых изменяли температурные условия выдерживания прогретых листьев уже не в темноте, а на свету. Определение фотосинтеза при этом проводилось как в первый период после повредившего фотосинтез теплового воздействия, так и во второй, т. е. несколько часов спустя (рис. 4, *А*, *Б*). Выявилось три интересных факта.

Во-первых, как и в только что описанных опытах, скорость реактивации фотосинтеза на свету в первый период была меньше, чем во второй. Это показывает, что данную закономерность можно наблюдать при сравне-

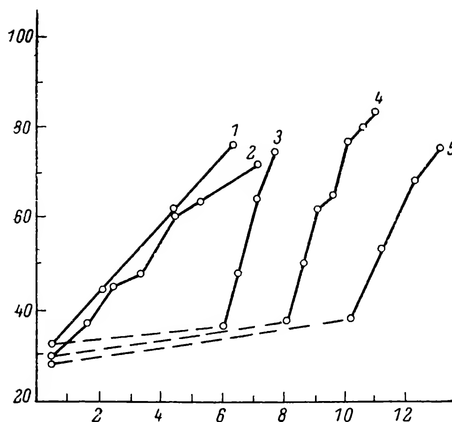


Рис. 2. Реактивация фотосинтеза листьев кукурузы при освещении непосредственно после прогревания (*1*, *2*) и после хранения в темноте (*3—5*).

Темновой период показан *прерывистыми линиями*.

Здесь и на рис. 3 и 4: *на оси абсцисс* — время после прогревания листьев (часы), *на оси ординат* — интенсивность фотосинтеза (в процентах от исходной — до прогревания—величины).

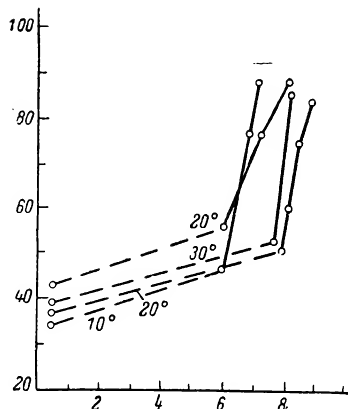


Рис. 3. Реактивация фотосинтеза прогретых листьев кукурузы на свету (*сплошные линии*) после хранения их в темноте при различной температуре (*прерывистые линии*).

нии не только строго параллельных проб, но и результатов разновременных опытов.

Во-вторых, изменение температуры от 10 до 24° ни в первый, ни во второй, последующий, периоды не влияло на скорость реактивации фотосинтеза на свету.

Третий факт, представленный на рис. 4, — различное влияние температуры 30° в первый и во второй периоды после прогревания листа. В первый период при температуре 30° не проявлялось стимуляции светом процесса реактивации фотосинтеза и скорость реактивации была на свету такой же низкой, как в темноте. Во второй период при 30° реактивация фотосинтеза осуществлялась тем быстрым темпом, который характерен для этого периода и который наблюдался в условиях освещения листьев при более низкой температуре.

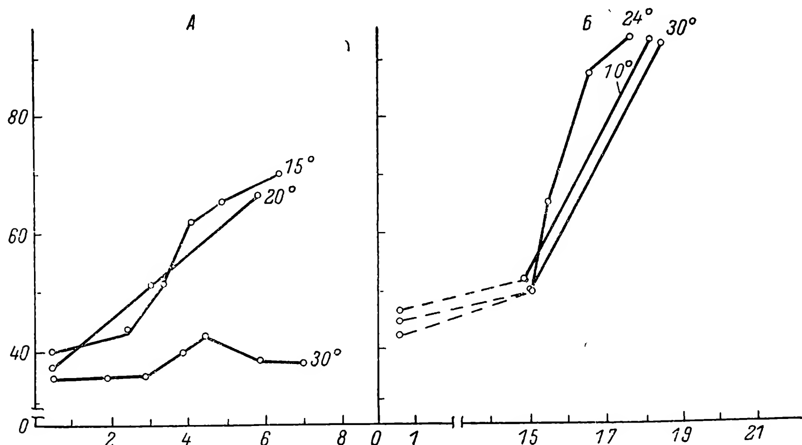


Рис. 4. Действие температуры на реактивацию фотосинтеза прогретых листьев кукурузы при непрерывном освещении их непосредственно после прогревания (*А*) и после хранения в темноте (*Б*).

Темновой период показан *прерывистыми линиями*.

Обсуждение результатов

Полученные результаты могут быть суммированы следующим образом:

1) изменением температуры хранения прогретых листьев не удается ускорить темновую реактивацию фотосинтеза;

2) световая реактивация фотосинтеза в широком интервале температуры протекает также с одинаковой скоростью, но значительно ускоряется, если прогретые листья до освещения выдержать несколько часов в темноте.

Остановимся сначала на первом. Этот факт может иметь несколько объяснений. Одно из них заключается в том, что в основе реактивации фотосинтеза, подавленного прогреванием листьев, лежит механизм, слабо зависящий от температуры (например, диффузия). Возможно также, что реактивация фотосинтеза ограничена недостатком какого-то фактора, что не позволяет проявиться влиянию температуры подобно тому, как это часто наблюдается при изучении температурной зависимости других функций растения, имеющих «нормальную», свойственную биохимическим процессам величину Q_{10}. Кроме того, отсутствие влияния температуры может объясняться участием в процессе реактивации фотосинтеза двух противоположно направленных процессов с одинаковой температурной зависимостью.

Нам трудно представить себе, что репарация теплового повреждения фотосинтеза действительно имеет температурный коэффициент, близкий к единице. Даже если предположить, что при таком относительно слабом тепловом повреждении листьев в их клетках накапливается какое-то ядовитое вещество, которое необходимо удалить, чтобы восстановилась исходная интенсивность фотосинтеза, нам кажется маловероятным, чтобы репараторный процесс сводился просто к диффузии этого вещества из клеток. К тому же, по данным опытов Л. И. Егоровой (1976а) и В. Е. Петрова и А. И. Лоскутникова (1977), реактивация фотосинтеза не осуществляется в отсутствие кислорода, что говорит о метаболической основе ее механизма.

С полученными нами данными и имеющимися в литературе сведениями лучше всего согласуется третье объяснение. Как известно, в поврежденной нагреванием клетке протекают два противоположно направленных процесса — деструктивное последействие и репарация (Александров, 1952, 1975). Измеряя фотосинтез, мы констатируем результат взаимодействия этих процессов, поэтому при изменении температуры хранения прогретых листьев интенсивность их фотосинтеза должна зависеть от того, какие сложатся взаимоотношения между репарацией и прогрессирующей деструкцией при новых температурных условиях. Если оба процесса одинаково зависят от температуры, то, очевидно, нельзя ускорить процесс репарации, не усиливая при этом и деструктивное последействие. Наблюдения за другими показателями жизнедеятельности клеток подтверждают, что температура вызывает изменение репараторных процессов и деструктивного последействия в одном и том же направлении. Так, М. И. Лютова и И. Г. Завадская (1966) показали, что если хранить прогретые листья не при 20, а при 10°, зона репарации сужается, т. е. рапараторные процессы становятся слабее; однако перенесшие прогревание листья при низкой температуре живут более длительное время, следовательно, низкая температура задерживает развитие и деструктивного последействия. То же было показано ранее на инфузориях, поврежденных ультрафиолетовыми лучами (Александров, 1952).

Влияние деструктивного последействия на фотосинтез обычно выражается в снижении интенсивности процесса по сравнению с уровнем, отмеченным сразу после повреждающего воздействия (Montfort et al., 1955, 1957; Семихатова и др., 1962; Benzioni, Itai, 1972; Егорова, 1976б). В наших опытах степень подавления фотосинтеза никогда не увеличивалась,[1] однако это не доказывает отсутствия деструктивного последействия

[1] При хранении прогретых листьев при 3 и 40° дальнейшее снижение интенсивности фотосинтеза, по-видимому, вызывается вторичным повреждением листьев этой температурой.

у листьев кукурузы. Одно из его проявлений можно видеть в той разнице скоростей световой реактивации фотосинтеза, которая наблюдается в первый период после прогревания листьев и спустя несколько часов: ускорение реактивации происходит, по-видимому, когда скорость темновой репарации превышает скорость процессов деструктивного последействия.

Отсутствие реакции на температуру реактивации фотосинтеза на свету также вполне согласуется с представлением о многокомпонентности этого процесса. Однако в первый и во второй периоды после прогревания листьев оно объясняется, вероятно, по-разному. Суммарный процесс реактивации фотосинтеза на свету в первый период ограничивается скоростью темновых процессов (Семихатова, Егорова, 1976). Но, как показано, температура не ускоряет темновой реактивации фотосинтеза, поэтому нет влияния температуры на свету. Как мы предполагаем, в течение первого периода (5—7 час.) завершаются предварительные процессы, в которых участвуют темновая компонента репарации и деструктивное последействие. Во второй период световая реактивация уже не ограничивается темновыми процессами и протекает очень быстро. Но если это так, то во второй период не следовало и ожидать влияния температуры на скорость реактивации фотосинтеза, поскольку у световой компоненты как фотореакции Q_{10} должен быть близок к единице.

Таким образом, исходя из известного положения о том, что повреждение вызывает деструктивное последействие, и из тех фактов, которые выявили две компоненты в процессе реактивации фотосинтеза — световую и темновую, можно объяснить описанные в настоящей работе данные. Не получило объяснения пока только то, что выдерживание прогретых листьев при 30° при постоянном освещении снимает положительное действие света на реактивацию фотосинтеза. Чтобы выяснить взаимодействие при этих условиях участвующих в репарации компонент, нужен ряд дополнительных опытов.

Заканчивая обсуждение результатов, подчеркнем, что приведенное объяснение не доказано полученными фактами, а только согласуется с ними. Для доказательства сделанных выводов следует поставить опыты по воздействию температуры на восстановление фотосинтеза в таких условиях, при которых было бы разобщено деструктивное последействие и темновая репарация повреждения. Чтобы это осуществить, нужны дальнейшие исследования свойств всех составляющих репараторного процесса и деструктивного последействия.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1952). Экспериментальный анализ понятия «чувствительность» (влияние температуры на повреждение клеток ультрафиолетовыми лучами). Изв. АН СССР, сер. биол., 4. — Александров В. Я. (1975). Клетки, макромолекулы и температура. — Беликов П. С., Е. И. Мелехов. (1975). Типы кривых временного хода фотосинтеза и их зависимость от силы и длительности прогрева листа. Физиол. раст., 22, 3. — Вознесенский В. Л., О. В. Заленский, О. А. Семихатова. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. — Егорова Л. И. (1976а). Последействие температуры на кинетику фотосинтеза. В кн.: Газометрические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Тарту. — Егорова Л. И. (1976б). Кинетика фотосинтеза после воздействия повышенной температуры. Бот. ж., 62, 7. — Карпушкин Л. Т. (1971). Применение инфракрасного газоанализатора для изучения CO_2-газообмена растений. В кн.: Биофизические методы в физиологии растений. М. — Лютова М. И. (1962). Обратимость теплового подавления фотосинтеза и движения протоплазмы в изолированных листьях. Цитология, 4, 2. — Лютова М. И., И. Г. Завадская. (1966). Влияние длительности содержания растений при разной температуре на теплоустойчивость. Цитология, 8, 4. — Петров В. Е., А. И. Лоскутников. (1977). Репарация энергетического обмена ассимилирующей клетки после действия экстремальной температуры. Физиол., биохим. культурн. раст., 9, 2. — Семихатова О. А. (1964). Интенсивность и динамика фотосинтеза молодых листьев кукурузы после различной длительности выдерживания их при высокой температуре. В кн.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. М.—Л. — Семихатова О. А., Л. И. Егорова. (1976). Действие света на процесс реактивации фотосинтеза листьев кукурузы после воздействия высокой температуры. Бот. ж., 61, 3. — Семихатова О. А., В. С. Сааков, Г. И. Горба-

чева. (1962). Изучение последействия температуры на интенсивность и динамику фотосинтеза *Polygonum sachalinense*. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 4, экспер. бот., 15. — Bauer H. (1972). CO_2-Gaswechsel nach Hitzestress bei *Abies alba* Mill. und *Acer pseudoplatanus* L. Photosynthetica, 6, 4. — Benzioni A., C. Itai. (1972). Short- and long-term effects of high temperatures (47—49° C) on tobacco leaves. I. Photosynthesis. Physiol. plantarum, 27, 2. — Benzioni A., C. Itai. (1973). Short- and long-term effects of high temperatures (47—49°) on tobacco leaves. III. Efflux and P^{32} incorporation into phospholipids. Physiol. Plantarum, 28, 3.—Ewart A. J. (1896). On assimilatory inhibition in plants. J. Linn. Soc. (London), Bot. 31. — Janáč J., J. Čatský, P. G. Jarvis. (1971). Infra-red gas analysers and other physical analysers. Plant photosynthetic production. Manual of methods. Hague. — Monftort C., A. Ried, J. Ried. (1955). Die Wirkung kurzfristiger warmer Bäder auf Atmung und Photosynthese im Vergleich von eurythermen und kaltstenothermen Meeresalgen. Beitr. Biol. Pflanz., 31, 2—3. — Montfort C., A. Ried, J. Ried. (1957). Abstufungen der funktionellen Wärmeresisternz bei Meeresalgen in ihren Beziehungen zum Umwelt und Erbgut. Biol. Zblt., 76, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 VII 1977.

SUMMARY

Leaves of young maize seedlings were subjected to heating (10 min., 42° C), after which the process of reactivation of suppressed photosynthesis was traced under different temperature conditions in the light and in the dark. The reactivation process goes on within the temperature limits of 10—30° C. However, this process could not be accelerated by an increase of temperature. The time elapsed after the heating of leaf proved to be a factor strongly influencing the rate of light reactivation of photosynthesis. The results obtained are explained by the influence on the photosynthesis reactivation of destructive postaction and reparatory process of two components — the light and the dark ones. The interaction between these components is discussed.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 (517.3)

В. И. Грубов

ТРИ НОВЫХ ВИДА ИЗ МОНГОЛИИ

V. I. GRUBOV. THREE NEW SPECIES FROM MONGOLIA

Microstigma junatovii Grub. sp. nova [1]
(Cruciferae)

Annua, cana, pilis ramosis dense obtecta. Caulis erectus 6—17 cm alt., simplex vel pauciramosus, dimidio inferiore dense foliosus. Folia ovalia vel obovata, breviter acuminata vel obtusiuscula, longe petiolata, petiolis 1.3—2.2 cm lg., lamina 1.5—4 cm lg., 0.7—2.2 cm lt., irregulariter angulato-dentata, infima diminuta et saepe integerrima. Inflorescentia racemosa, simplex, ebracteata; pedicellis brevibus recurvis crassiusculis; calyx 2—3 mm in diam., dense pilosus, clausus, sepalis oblongis margine membranaceis, 7—9 mm lg.; petala flavescentia, linearia, 13—16 mm lg. Siliqua 10—13 mm lg., 3.5—4.5 mm in diam., late ellipsoidea, villosa, indehiscens, pendula.

T y p u s: Respublica Popularis Mongolica, Gobi transaltaica, 55—60 km ab jugo Atas-Bogdo secundum viam ad locum Dzachoi-Dzaram, in deserto haloxyloso ad declivitates schistosas monticulorum, 16 VIII 1943, A. Junatov; in Herbario Inst. bot. Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

A f f i n i t a s. Species *M. brachycarpo* Botsch. proxima sed eglandulosa, insuper forma et dispositione foliorum ab ea distinguitur. Conf. fig. 1.

Sterigmostemum botschanzevii Grub. sp. nova [2]
(Cruciferae)

Perennis, cana, tota pilis ramosis dense obtecta glandulis stipitatis admixtis. Caules solitares vel pauci 15—25 cm alt. curvati ramosi densifolii, ramulis abbreviatis axillaribus. Folia lanceolata, 3—3.5 cm lg. et 7—10 mm lt., margine remote et irregulariter serrulata, breviter petiolata. Racemi spicati ebracteati fructificatione elongati; calyx 7—8 mm lg., 2—2.5 mm in diam., dense pilosus, clausus, sepalis oblongis margine membranaceis; petala sulphurea (in sicco), linearia, 13—15 mm lg. Siliqua oblonga cum stylo 13—18 mm lg., 3—4 mm lt., a valvis paulo compressa, basi et apice angustata, inter semina distincte constricta, erecta, dehiscens, stylus conicus, stigmate sessili bifido subdecurrente.

T y p u s: Respublica Popularis Mongolica, Gobi orientalis, 15 km ad austro-orientem a pago Chan-Bogdo secundum viam Galbyn-Gobi in declivibus collium, 26 IX 1940, A. Junatov; in Herbario Inst. bot. Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

---

[1] Nomen specificum in memoriam amici mei, exploratoris vegetationis Mongoliae cl. A. A. Junatovi datum.

[2] In honorem amici V. P. Botschanzevi, indagatoris sollertissimi familiae *Cruciferae*.



Fig. 1. *Microstigma junatovii* Grub.
a — habitus; *b* — siliqua, ×2.

A f f i n i t a s. A proximis *S. sulphureo* (Banks et Soland.) Bornm. et *S. matthioloide* (Franch.) Botsch. siliqua oblonga, stylo conico, stigmate sessili subdecurrente, foliis integris lanceolatis bene dignoscitur; a *S. sulphureo* praeterea glandulis stipitatis et petalis linearibus discrepat. Conf. fig. 2.

Oxytropis monophylla Grub. sp. nova
(Leguminosae)

Acaulis, nana, 3—8 cm alt., radix palaris crassa recta lignosa, mono-tricephala. Folia omnia unifoliolata; foliola lanceolato-elliptica, ad 30 mm lg. et 8 mm lt., acuta, arrecta; folia prima breviter petiolata (petiolo 5—10 mm lg.), folia posteriora petiolo usque ad 45 mm lg., apice sub foliolorum insertione vix incrassato instructa, omnia pilis simplicibus complanatis arcte compressis tecta. Stipulae liberae, inter se connatae, obovatae, obtusae, ad 5 mm lg., membranaceae, longe albo-pilosae. Flores solitarii, sessiles; calyx tubulosus, 9—14 mm lg. dense albo-villosus, in parte superiore pilis



Fig. 2. *Sterigmostemum botschanzevii* Grub.
a — habitus; *b* — apex siliquae; ×8.

nigris admixtis, dentibus triangulato-subulatis 2—3 mm lg.; corolla violacea, vexillum oblongo-obovatum 18—20 mm lg., alae eo breviores oblongae circa 15 mm lg. breviter auriculatae ungue filiformi quam lamina paulo longiore, carina circa 14 mm lg. minute recurvato-apiculata. Ovarium lineare glabrum; legumen ignotum.

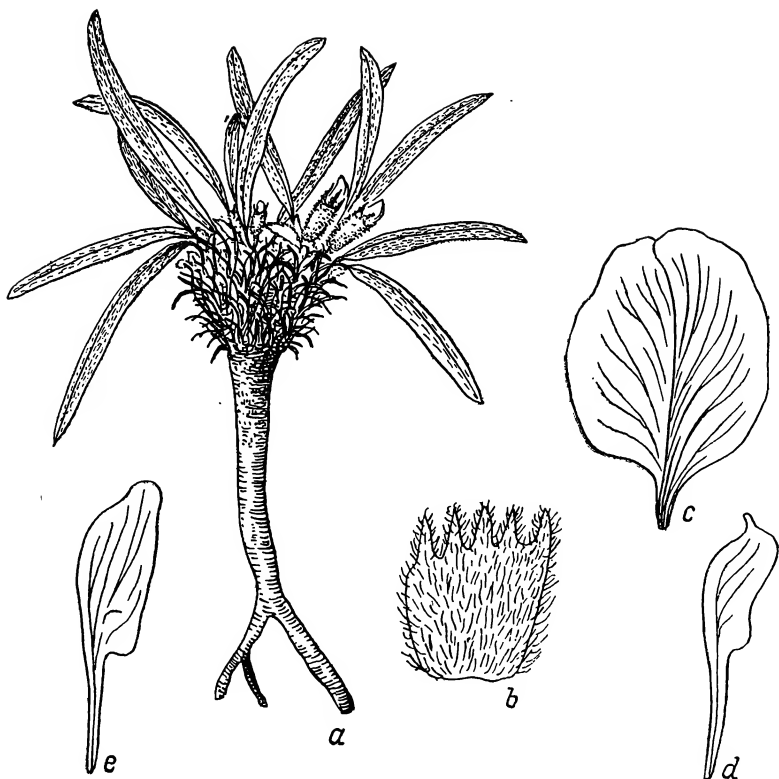


Fig. 3. *Oxytropis monophylla* Grub.
a — habitus; *b* — calyx; *c* — vexillum; *d* — carina; *e* — ala (b—e—×3).

T y p u s: Respublica Popularis Mongolica, Gobi orientalis, locus Bain-Dzag in saxis arenaceis rubris aqua erosis, 21 X 1947, V. Grubov et A. Kalinina; in Herbario Inst. bot. Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

S p e c i m i n a e x a m i n a t a: China, montes Alaschan, angustiarum Dzosto declive australe humoso-schistosum in zona media, n° 165, 15 V 1908 (sterilis), S. Czetyrkin.

A f f i n i t a s: Species propria, a speciebus aliis imprimis foliis simplicibus differt. Conf. fig. 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 VIII 1977.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 582.26 (018)

С. И. Генкал

К МЕТОДИКЕ ПОДСЧЕТА АРЕОЛ НА СТВОРКАХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ КЛАССА *CENTROPHYCEAE (BACILLARIOPHYTA)*

S. I. GENKAL. ON THE METHODS OF ACCOUNTING OF AREOLES ON VALVES OF REPRESENTATIVES OF THE CLASSIS *CENTROPHYCEAE* (*BACILLARIOPHYTA*)

На основании подсчета числа ареол для некоторых популяций видов рода *Stephanodiscus* и анализа полученных автором данных предлагается новый способ более точного определения числа ареол в 10 мкм на створках представителей класса *Centrophyceae* с радиальным или тангенциальным расположением ареол.

В систематике диатомовых водорослей — представителей родов *Stephanodiscus*, *Thalassiosira*, *Coscinodiscus* — используется такой диагностический признак, как число ареол в 10 мкм (Hustedt, 1927; Huber—Pestalozzi, 1942, и др.). Однако у особей, имеющих мелкие ареолы или небольшой диаметр створки (менее 15 мкм), подсчитать число ареол в 10 мкм можно только с помощью ТЭМ или СЭМ (Макарова, 1974, 1976; Hasle, Heimdal, 1970).

На основе принятой на III симпозиуме по современным и ископаемым диатомовым водорослям рекомендации на створках центрических диатомей необходимо подсчитывать число ареол по радиусу близ центра створки и тангенциально близ края. Частота должна приводиться как число ареол в 10 мкм (Anonymous, 1975, fig. 46). На наш взгляд, при таком способе не учитываются особенности расположения ареол в разных родах, поэтому его нельзя считать универсальным для всех центрических диатомей. Подсчет ареол по радиусу около центра и тангенциально у края створки можно провести, например, у представителей родов *Thalassiosira* и *Coscinodiscus*, на створках же рода *Stephanodiscus*, имеющих грубые радиальные ребра, между которыми располагаются ряды ареол, измеряют число ребер в 10 мкм, так как число ареол на конце штриха у края створки обычно постоянно для каждого вида. Кроме этого, сам подсчет ареол близ центра створки имеет ряд недостатков. Во-первых, подсчет по радиусу длиной в 10 мкм можно выполнить только на створках более 25—30 мкм в диаметре. На створках меньшего диаметра приходится подсчитывать ареолы в 5 или даже в 1 мкм, а затем полученное число умножать на соответствующий коэффициент. Вследствие этого значительно возрастает ошибка в определении числа ареол в 10 мкм. Во-вторых, рекомендуемый способ не учитывает неравномерности расположения ареол в направлении от центра к краю створки.

Мы произвели определения числа ареол в 10 мкм для некоторых популяций видов рода *Stephanodiscus*, которые отличались диаметром створок и частотой расположения ареол в штрихах. Подсчет выполнялся по рекомендованному способу и предлагаемому нами, который заключается в следующем.

1. Измеряется радиус створки до ее загиба, в мкм (P).

Результаты подсчета числа ареол
на створках некоторых видов рода *Stephanodiscus*

	Размах	Среднее арифметическое $M \pm m$	Коэффициент вариации C_v	Вычисленное число ареол в 10 мкм
Stephanodiscus astraea (n=50)				
Число ареол в 1 мкм у края створки	3—2	2.48±0.07	20	24.8
Число ареол в 1 мкм у центра створки	3—2	2.40±0.06	20	24
Число ареол в 2 мкм (рекомендуемый способ)	6—4	4.62±0.07	11	23.1
Число ареол в 5 мкм (рекомендуемый способ)	12—8	9.83±0.14	10	19.6
Длина радиуса до загиба створки, мкм (*P*)	12.5—5	7.52±0.22	21	—
Число ареол в радиусе (*A*)	24—10	14.48±0.43	21	—
Число ареол в 1 мкм радиуса (*A*/*P*)	2.40—1.51	1.93±0.02	9	19.3
Диаметр створки, мкм	31—14.5	20.20±0.51	18	—
Stephanodiscus invisitatus (n=50)				
Число ареол в 1 мкм у края створки	6—5	5.06±0.03	4	50.6
Число ареол в 1 мкм у центра створки	5—4	4.08±0.03	6	40.8
Число ареол в 2 мкм (рекомендуемый способ)	10—7	7.86±0.09	8	39.3
Длина радиуса до загиба створки, мкм (*P*)	6—3.2	4.25±0.08	14	—
Число ареол в радиусе (*A*)	21—14	17.28±0.29	12	—
Число ареол в 1 мкм радиуса (*A*/*P*)	5.24—2.50	4.08±0·05	8	40·8
Даметр створки, мкм	13—8.3	10.63±0.18	12	—
Stephanodiscus species (n=50)				
Число ареол в 1 мкм у центра створки	6—1	3.35±0.13	27	33.5
Длина радиуса до загиба створки, мкм (*P*)	4.7—1	2.04±0.08	27	—
Число ареол в радиусе (*A*)	10—6	7.40±0.15	14	—
Число ареол в 1 мкм радиуса (*A*/*P*)	6.0—2.3	3.81±0.12	23	38.1
Диаметр створки, мкм	8.4—2.5	5.68±0.21	26	—

2. Подсчитывается число ареол по длине этого радиуса (*A*).

3. Вычисляется число ареол в 10 мкм по формуле $A_{10}=A/P \cdot 10$.

Результаты определения приведены в таблице. Необходимо отметить, что подсчет ареол проводился по радиусу длиной 1, 2 и 5 мкм в зависимости от диаметра створки, так как в исследованном материале средние размеры клеток не превышали 20 мкм. Анализируя таблицу, важно отметить следующее. С уменьшением радиуса подсчета (диаметра створки) увеличивается ошибка в определении числа ареол в 10 мкм. Например, для *S. astraea* число ареол, вычисленное для 10 мкм при подсчете по радиусу длиной в 1 и 5 мкм, различается на 22%. Кроме того, частота расположения ареол вдоль радиуса в центре и у края створки неодинакова и для *S. invisitatus*, например, разница составляет 19%. Заметим, что неравномерное расположение ареол в направлении от центра к краю створки характерно не только для рода *Stephanodiscus*, но и для других представителей класса *Centrophyceae*, имеющих радиальное или тангенциальное расположение ареол на створке (Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968, табл. II—X; Hasle, Heimdal, 1970, fig. 1—74). И еще — разница в определении числа ареол в 10 мкм при использовании обоих способов по нашим данным может достигать 12%.

Примененный нами способ можно рекомендовать и для створок с тангенциальным расположением ареол, потому что всегда можно найти такую хорду, которая проходит через центр створки и вдоль нее ареолы будут располагаться как по радиусу (Anonymous, 1975, fig. 47B).

Таким образом, предлагаемый нами способ определения числа ареол в 10 мкм выполняется по единой схеме как на створках с радиальным, так и с тангенциальным расположением ареол, является более точным и позволяет проводить измерения на створках любого диаметра с учетом неравномерности расположения ареол.

Что касается тангенциального измерения ареол, то этот способ не нуждается в изменении и остается в силе, поскольку число ареол в 10 мкм у края створки является диагностическим признаком для многих представителей класса *Centrophyceae*.

ЛИТЕРАТУРА

Макарова И. В. (1974). О морфологии *Thalassiosira rotula* Meunier. Нов. сист. низш. раст., XI. — Макарова И. В. (1976). Новые данные о морфологии нескольких видов рода *Thalassiosira* Cl. из Тихого океана, изученных с помощью трансмиссионного электронного микроскопа. Бот. ж., 61, 5. — Прошкина-Лавренко А. И., И. В. Макарова. (1968). Водоросли планктона Каспийского моря. — Anonymous. (1975). Proposals for a Standardization of Diatom Terminology and Diagnoses. Beih. Nova Hedw., 53. — Hasle G. R., B. R. Heimdal. (1970). Some species of the centric diatom genus *Thalassiosira* studied in the light and electron microscopes. Beih. Nova Hedw. 31. — Huber-Pestalozzi G. (1942). Das Phytoplankton des susswassers. In: Thienenmann's Binnengewasser., 16, 2. — Hustedt F. (1927). Die Kieselalgen in Rabenhorst's Kryptogamen. Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, VII, 1, 1.

Институт биологии
внутренних вод АН СССР,
пос. Борок.

Получено 9 III 1977.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.662 : 005 : 576.16 (571.651)

Б. А. Юрцев, В. В. Петровский

НОВЫЙ ВИД РОДА *SUAEDA* FORSK. (*CHENOPODIACEAE*) С ПОБЕРЕЖЬЯ ЗАПАДНОЙ ЧУКОТКИ

B. A. YURTSEV, V. V. PETROVSKY. A NEW SPECIES OF THE GENUS *SUAEDA* FORSK. (*CHENOPODIACEAE*) FROM THE COAST OF WESTERN CHUKOTKA

На всем протяжении северного побережья Чукотки и Якутии до недавних пор не было известно ни одного аборигенного представителя сем. *Chenopodiaceae*, за исключением *Monolepis asiatica* Fisch. et C. A. Mey., который в своих крайне северных местонахождениях (например, близ пос. Певек на восточном побережье Чаунской губы) встречен только вблизи поселков.

Тем неожиданнее факт обнаружения на побережье Чаунской губы представителя в целом южного рода *Suaeda*. Впервые растение было собрано в начале августа 1968 г. А. А. Коробковым и В. В. Петровским и затем, по их указаниям, в том же месте — С. А. Баландиным и А. К. Сытиным в 1974 г. Многочисленные, хотя и очень мелкие растения рода *Suaeda* образуют скопление на участке площадью всего несколько квадратных метров на заиленных галечниках по пологому склону к лиману р. Апапельхин; в непосредственной близости проходят автомобильная и тракторная дороги. Растения имеют крохотные размеры, но нормально цветут и плодоносят, причем соцветия образуются в пазухах не только листьев, но и семядолей. Тем не менее существование данной популяции находится под угрозой. Необходимо принять меры к ее сохранению, в том числе и путем посева семян в северных ботанических садах, а также попытаться найти другие популяции на побережье Чаунской губы.

Предпринятое нами сравнение показало, что чаунское растение родственно не континентальному галофильному виду *S. corniculata* (C. A. Mey.) Bunge, обычному на солончаках в Центральной Якутии, а приморскому (в основном — приатлантическому) галофильному виду *S. maritima* (L.) Dumort., представленному особой расой и на внутриконтинентальных территориях Евразии (Hultén, 1971, p. 188, map 179). *S. maritima* неизвестна на побережьях Белого и Баренцева морей, на побережьях Тихого океана она найдена лишь в немногих пунктах в умеренной зоне, причем, по мнению Хультена, не всегда легко установить, аборигенный или вторичный (заносный) характер имеет то или иное его местонахождение.

Сравнение с *S. maritima* (по материалам Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР) показало, что чукотское растение резко отличается от данного вида не только иным обликом (что можно было бы объяснить арктическими условиями), но и более мелкими, сильнее сплюснутыми семенами с более выпуклыми бугорками, а также рядом других морфологических признаков. Эти особенности вместе с резко отличной экологической обстановкой произрастания и огромной географической обособленностью дают основание описать чукотское растение в качестве самостоятельного, нового вида. Распространение его пока еще не выяснено. В частности, необходимо сравнить растение побережья Чаун-

ской губы со сборами из двух совершенно обособленных пунктов на севере Центральной Канады (мыс Аткинсона на арктическом побережье к востоку от устья р. Маккензи; Mc Tavish Arm на восточном берегу оз. Большого Медвежьего), для которых приводится *S. maritima* Порсилдом и Коди (Porsild, Cody, 1968).

По причине крайней малочисленности в арктической флоре видов однолетних растений арктическая *Suaeda* может представить значительный научный интерес и в качестве объекта изучения адаптаций растений к холодному арктическому климату. Целесообразно включить этот вид в «Красную книгу».

Suaeda arctica Jurtz. et Petrovsky, sp. nova

Planta annua, humillima, (0.5) 1—1.5 (2) cm alta. Caulis erectus vel ascendens, vix flexuosus vel curviusculus, parum alatus, tenuis, basi interdum ramis 1—2 brevibus prostratis instructus. Cotyledones foliis similes, sed eis paulo majores, semipatentes, sursum curvatae, 3—6 mm lg., sicut folia, in axillis glomerula 2—3 (4)-flora vel rarius ramulo brevi florifero praeditae. Folia numero 3—8, fere omnino opposita vel superiora alterna, semiteretia, 3—5 mm lg., ca. 1 mm lt., in vivo saepe rosea, crassa, inferiora lanceolato-oblonga, superiora ovato-elliptica, accumbentia, quam inflorescentia axillari 2—4-plo longiora, basi abrupte angustata, apice obtusata vel rotundata. Perianthium pentaphyllum, herbaceum, phyllis plus minusve aequilongis, rotundato-ovatis, apice ferruginascentibus, fructificatione haud increscentibus, conctis ambitu circulum formantibus. Stamina 5, parum exserta. Semen horizontale, ambitu ovato-rotundum, vix asymmetricum, complanatum, sed ecristatum, plus quam 1.3 mm lg., 1.1 mm lt., nigrum, nitidum, reticulato-tuberculatum, embryone spirali.

T y p u s: Terra Tschuktschorum occidentalis, litus orientale sinus Tschaunensis ad ostium fl. Apapelchin, in glareis argillosis, 4 VIII 1968, defl. et fruct., A. Korobkov, V. Petrovsky (LE).

E loco unico tantum cognita.

A f f i n i t a s: *S. maritimae* (L.) Dumort. proxima est, sed dimensionibus totae plantae et foliorum minoribus, foliis inferioribus brevioribus, sicut cotyledones, in axillis inflorescentia praeditis, obtusatis, caulibus plus minusve alatis, seminibus minoribus, magis compressis, tuberculis altioribus ab ea differt.

Растение однолетнее, очень низкое — (0.5) 1—1.5 (2) см выс., с прямостоячим или восходящим, слегка извилистым или искривленным, слабо крылатым, тонким стеблем, при основании иногда несущим 1—2 короткие простертые ветви. Семядоли сходны с листьями, но несколько крупнее даже самых крупных из них (нижних), полуоттопыренные, кверху искривленные, 3—6 мм дл., как и листья, несущие в пазухах клубочек из 2—3 (4) цветков, реже — короткую цветоносную веточку. Листья в числе 3—8, почти все супротивные или верхние очередные, полувальковатые, 3—5 мм дл., ок. 1 мм шир., в живом состоянии часто розовые, более или менее мясистые, нижние ланцетно-продолговатые, верхние (более короткие) — яйцевидно-эллиптические, прилегающие к пазушному соцветию, в 2—4 раза длиннее его, к основанию быстро суженные, наверху притупленные или округлые. Околоцветник из 5 листочков, травянистый, доли его почти одинаковые, округло-яйцевидные, у верхушки с ржавой каймой, не разрастающиеся при плодах, образующие вместе в очертании круг. Тычинки в числе 5, слабо выступающие из цветка. Семя горизонтальное, в очертании яйцевидно-округлое, слегка асимметричное, сплюснутое, без краевого гребня, св. 1.3 мм дл., 1.1 мм шир., черное, блестящее, бугорчато-сетчатое, со спиральным зародышем.

Т и п: Западная Чукотка, восточное побережье Чаунской губы близ устья р. Апапельхин, на илистом галечнике, 4 VIII 1968, отцв. и зр. пл., А. Коробков, В. Петровский (LE).

П а р а т и п: там же, 17 VII 1974, цв. и незр. пл., С. Баландин, А. Сытин (LE).

Известно только из одного местонахождения.

Р о д с т в о: Наиболее близко к *S. maritima* (L.) Dumort., но отличается меньшими размерами всего растения и листьев, более короткими нижними листьями (которые притуплены и, как и семядоли, несут пазушные соцветия), крылатым стеблем, более мелкими, сильнее сплюснутыми семенами с более высокими бугорками.

ЛИТЕРАТУРА

H u l t é n E. (1971). The circumpolar plants. II. — P o r s i l d A. E., W. J. C o d y. (1968). Checklist of the vascular plants of continental Northwest Territories Canada. Ottawa.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 V 1977.

УДК 584.14 : 143.5

А. Г. Юсуфов

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РОЛИ СТРУКТУРНЫХ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ГРАДИЕНТОВ В ПОЛЯРНОСТИ РЕГЕНЕРАЦИИ И РОСТА ЧЕРЕНКОВ [1]

A. G. Y U S U F O V. THE EXPERIMENTAL ANALYSIS OF THE ROLE OF STRUCTURAL AND FUNCTIONAL GRADIENTS IN POLARITY OF REGENERATION AND GROWTH OF GRAFTS

Изучалось действие ИУК и 8-азагуанина, введенных однократно или повторно, отдельно или совместно с разных концов черенка, а также влияние ориентации и переориентации на полярность регенерации и роста стеблевых черенков ивы. Результаты опытов использованы для анализа вопроса о роли структурных и функциональных градиентов по длине побега в проявлении полярности у черенков. Высказано мнение об относительной самостоятельности проявления полярности роста побегов и образования корней у растений.

Полярность развития четко выражена у высших растений (Кренке, 1940; Молотковский, 1961; Сабинин, 1963; Синнот, 1963), и ее исследованию посвящена большая литература. В то же время недостаточно изучены природа полярности, пути ее становления и возможности смещения.

По длине междоузлия и побега, как известно, существуют четкие структурные и функциональные градиенты. В данной работе ставится задача изучить возможности изменения полярности регенерации и роста стеблевых черенков при экспериментальном смещении указанных градиентов.

Задачи и методика

Изучалось влияние одновременной и разновременной обработки противоположных концов одних и тех же черенков физиологически активными веществами, а также продолжительности предварительной ориентации черенков на полярность регенерации и роста. Схема опыта включала: 1) обработку одного из концов черенка раствором стимулятора (ИУК, 100 мг/л) или ингибитора метаболизма (8-азагуанин, 50 мг/л) — далее

[1] Доклад, прочитанный на заседании Дагестанского отделения Всесоюзного ботанического общества 14 октября 1976 г.

сокращенно 8-АГ); 2) введение с одного конца ИУК, а с другого 8-АГ, что достигалось поочередным погружением разных концов одного и того же черенка перед посадкой в растворы; 3) введение с обоих концов черенка или ИУК, или 8-АГ (перед посадкой или по истечении нескольких дней после посадки); 4) обработку какого-либо конца раствором ИУК или 8-АГ и переориентацию черенков после посадки. При этом черенки, культивируемые базальными концами на 4-й, 6-й и 12-й дни после первой посадки, были переведены апикальными концами вниз или, наоборот, культивируемые апикальными концами были переориентированы морфологически нижними концами вниз.

Для обработки черенков выбраны вещества, отличающиеся по специфике действия на растения. ИУК усиливает метаболизм, способствует делению клеток и корнеобразованию; 8-АГ — специфический ингибитор синтеза нуклеиновых кислот, подавляет деление клеток, дифференциацию и рост корней.

Объектом для опытов выбрана ива *Salix alba* L., обладающая высокой регенерационной способностью. Из двух летних побегов в весенне-осеннее время 1974—1975 гг. были подготовлены черенки без листьев длиной 18—20 см. Число черенков в вариантах достигало 40—100 шт. Черенки обрабатывали растворами регуляторов в течение 6 час. и затем высаживали в песок для проращивания. Опыты проведены при участии студента И. Ф. Муслимова, специализировавшегося по кафедре физиологии растений и дарвинизма ДГУ.

Результаты опытов

Обычно у ивы стеблевые черенки, высаженные апикальными концами вниз, образуют корни значительно медленнее и в меньшем количестве, чем при посадке базальными концами вниз (Vöchting, 1878; Simon, 1908). В первом случае черенки отстают также в росте и в их листьях содержится меньше пигментов пластид (Юсуфов, Коновалов, 1967). Картина, однако, несколько меняется, если обработке подвергается один из концов черенка, а посадка его проводится необработанным концом или же в один и тот же черенок с разных его концов вводятся вещества, обладающие противоположным характером действия — ИУК и 8-АГ (см. рисунок). Так, если ИУК введена с базального конца, а культивирование черенка проводится апикальным концом вниз, наблюдается отставание в сроках корнеобразования по сравнению с посадкой черенков обработанным концом (рис., *II*). При обработке ИУК апикального конца (рис., *IV*) черенки, культивируемые с разной ориентацией, мало различаются между собой по укореняемости.

Одновременная обработка обоих концов черенка ИУК приводит к сглаживанию различий в укореняемости при разной ориентации (рис., *II*). В отличие от обработки ИУК (рис., *II—IV*) обработка 8-АГ (рис., *V—VII*) всегда сопровождается угнетением процессов регенерации у черенков. Так, когда базальные концы черенков обработаны 8-АГ, а посажены они морфологически верхними концами вниз, отставание в корнеобразовании менее заметно, чем при посадке черенков базальными концами (рис., *VI*). В случае обработки апикальных концов черенков 8-АГ и посадки базальными концами его ингибирующий эффект также менее выражен, чем при посадке черенков обработанными же апикальными концами (рис., *VII*). Одновременная обработка обоих концов черенка 8-АГ приводит к депрессии процессов регенерации при любой ориентации черенков.

При одновременном введении в черенок ИУК и 8-АГ эффект каждого из них проявляется в несколько измененном виде (см. рисунок и табл. 1). В варианте *VIII* у черенков базальные концы были обработаны ИУК, а апикальные — 8-АГ. При посадке этих черенков базальными концами их укореняемость оказалась ниже, чем у черенков, обработанных одной ИУК (рис., *III*). У черенков варианта *VIII*, посаженных апикальными концами, ингибирующий эффект 8-АГ проявляется также довольно за-

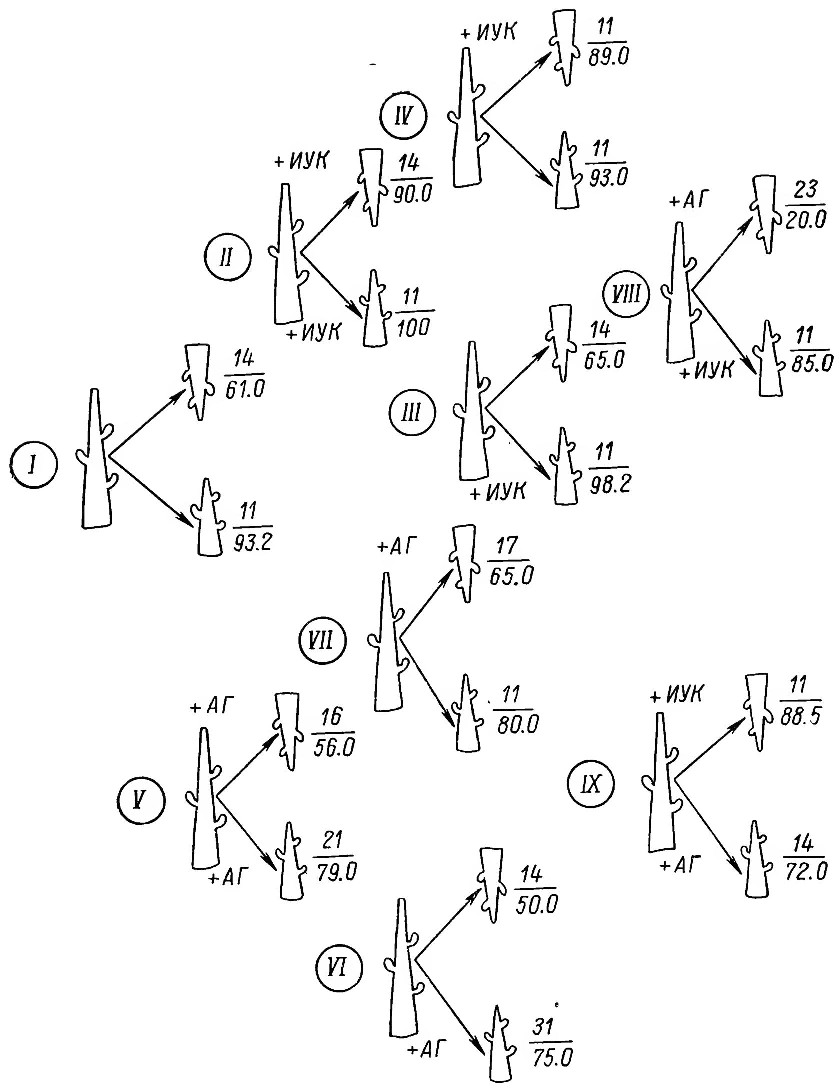


Схема обработки и посадки черенков *Salix alba* L.

Римские цифры в кружках: — номера вариантов; около вариантов в виде дроби указаны число дней до начала появления корней (в числителе) и процент укорененных (в знаменателе).

метно, несмотря на введение ИУК в их базальные концы. В варианте *IX* у черенков базальные концы были обработаны 8-АГ, апикальные — ИУК. В силу полярности передвижения ИУК из верхушки к основанию у этих черенков, посаженных базальными концами, укореняемость повысилась.

Черенки, по-разному ориентированные и обработанные, отличались друг от друга и по величине прироста листьев и корней (табл. 1). Черенки, посаженные базальными концами, имели больший вес листьев и корней, особенно обработанные ИУК. При одновременном введении в черенок ИУК и 8-АГ наблюдается отставание в росте. В случае посадки таких черенков основанием ингибирующий эффект 8-АГ был менее значителен. Введение ИУК или 8-АГ с обоих концов черенка несколько угнетает рост по сравнению с отдельным введением каждого из этих веществ.

Эффект ИУК и 8-АГ заметно меняется в зависимости от сроков переориентации черенков. В одном из опытов апикальные концы черенков были обработаны отдельно раствором ИУК или 8-АГ и затем высажены с разной ориентацией (табл. 2). По истечении 4, 6 и 12 дней культивирования производилась их переориентация. В этом опыте замечена тенденция

ТАБЛИЦА 1

Рост стеблевых черенков ивы, посаженных базальными (1) или апикальными (2) концами вниз

Варианты (см. рисунок)	Побегообразование на 37-й день опыта, %		Воздушно-сухой вес новообразований одного черенка, мг			
			корней		побегов с листьями	
	1	2	1	2	1	2
I	—	—	52±2.8	30±4.8	66±1.9	46±4.8
II	58±5.0	67±1.1	66±1.6	23±0.8	43±0.97	33±1.0
III	73±1.7	40±5.5	87±0.1	3±0.01	37±0.18	16±0.02
IV	58±3.1	53±2.4	71±0.04	29±0.02	72±0.05	33±0.02
V	58±6.1	45±3.6	35±1.0	10±0.3	29±2.5	0.0
VII	49±3.3	50±4.6	42±0.02	2±0.01	32±0.05	4±0.01
VIII	70±8.0	40±6.8	80±2.3	12±0.9	18±5.1	2±0.03

задержки сроков появления корней и снижения укореняемости у черенков после перевода их из базального положения в апикальное. В то же время у черенков, переведенных из апикального в базальное положение, регенеративные процессы активизируются в вариантах с обработкой как ИУК, так и 8-АГ по сравнению с черенками, переведенными из базального в апикальное положение. Отрицательное воздействие 8-АГ возрастает в вариантах с переориентацией черенков из базального в апикальное положение. В то же время у черенков, переведенных из апикального в базальное положение, оно не так значительно. Положительное воздействие ИУК, введенной в апикальный конец, заметно падает при задержке сроков переориентации черенков. Так, при ранней, на 4-й день, переориентации черенков из базального в апикальное положение корни развились на 9-й день и укореняемость составила 90%. При переориентации же на 12-й день корни появились через 27 дней и их укореняемость составила 10% (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Проявление эффекта обработки регуляторами апикальных концов у черенков в зависимости от сроков переориентации

Варианты	Обработаны ИУК				Обработаны 8-АГ			
	Б		А		Б		А	
	I	II	I	II	I	II	I	II
Контроль — без переориентации								
посажены основанием	11	100	—	—	11	80	—	—
посажены верхушками	—	—	11	100	—	—	17	65
	АБ		БА		АБ		БА	
Опыт — сроки переориентации после первой посадки								
на 4-й день	9	100	9	90	9	89	14	10
на 6-й день	5	100	10	78	5	70	33	10
на 12-й день	4	71	27	10	4	89	19	30

Примечание. Сроки корнеобразования в днях (I) и процент укореняемости (II) у черенков, обращенных из апикального в базальное (АБ) и из базального в апикальное (БА) положения. А — посажены апикальными концами, Б — базальными концами.

В другом опыте переориентация черенков сочеталась с повторной обработкой регуляторами (табл. 3). При этом в раствор погружался тот конец черенка, который ранее оставался необработанным. Например, если перед первой посадкой у черенков были обработаны базальные концы, то при переориентации обрабатывались апикальные, и наоборот.

Результаты показывают, что у черенков, переведенных на 12-й день из базального в апикальное положение, корнеобразование не достигает

ТАБЛИЦА 3

Влияние сроков переориентации и повторной обработки ИУК на регенерацию черенков, обращенных из апикального в базальное (АБ) и из базального в апикальное (БА) положения

	День начала появления корней		Укореняемость на 11-день, %	
	АБ	БА	АБ	БА
Вариант I				
Сроки переориентации черенков после посадки				
на 4-й день	9	9	100	100
на 6-й день	5	9	100	67
на 12-й день	4	11	88	10
Вариант II				
Сроки переориентации черенков после посадки				
на 4-й день	9	9	100	100
на 6-й день	5	5	100	100
на 12-й день	4	19	89	0

Примечание. Черенки обработаны ИУК; вначале базальные концы и перед переориентацией апикальные (I) или вначале апикальные, а затем базальные концы (II). На 40-й день опыта отмечена 100% укореняемость черенков во всех вариантах.

максимальной интенсивности даже при дополнительной обработке апикального конца ИУК. Отсюда следует, что продолжительность предшествующей ориентации для регенерации имеет большее значение, чем повторная обработка ИУК перед переориентаций черенков. Об этом же говорят и наблюдения об ускорении сроков регенерации у черенков, переведенных из апикального в базальное положение.

В связи с этим представляют интерес и данные другого опыта, направленного на изучение возможности усиления эффекта 8-АГ повторной обработкой черенков тем же раствором или ослабления его эффекта обработкой черенков ИУК перед их переориентацией (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Влияние сроков переориентации и повторной обработки на проявление эффекта 8-азагуанина у черенков, обращенных из апикального в базальное (АБ) и из базального в апикальное (БА) положения

	Воздушно-сухой вес корней одного черенка, мг		Воздушно-сухой вес листьев одного черенка, мг	
	АБ	БА	АБ	БА
Вариант I				
Сроки переориентации черенков после посадки				
на 4-й день	134	14	176	5.0
на 6-й день	52	3	122	0.0
на 12-й день	52	8	102	0.0
Вариант II				
Сроки переориентации черенков после посадки				
на 4-й день	55	13	19	4.0
на 6-й день	46	8	56	0.0
на 12-й день	4	9	12	0.0

Примечание. Вначале 8-АГ введен в базальные концы, а перед переориентацией ИУК в апикальные (I); 8-АГ введен вначале в апикальные, а затем в базальные концы (II).

Данные табл. 4 показывают, что дополнительная обработка ИУК способствует некоторому снижению ингибирующего эффекта 8-АГ только у черенков, переведенных из апикального в базальное положение. На черенках, переведенных из базального в апикальное положение, несмотря на обработку их морфологических верхушек ИУК, проявляется ингибирующий эффект 8-АГ. Рост черенков во втором случае остается подавленным, как у черенков соответствующего варианта переориентации после повторной обработки 8-АГ.

Направление ориентации и сроки последующего его изменения оказывают влияние на рост укорененных черенков без всякой обработки (табл. 5). Культивирование черенков апикальными концами вниз угнетает рост, особенно корней. У черенков, переведенных из апикального в базальное положение, рост более интенсивный, чем у черенков, обращенных из базального положения в апикальное, причем черенки, переведенные на 2-й, 6-й и 10-й дни после первой посадки из апикального положения в базальное, заметно не отличались друг от друга в росте. Эти сроки, однако, оказывали влияние на рост черенков в случае обращения их из базального в апикальное положение.

ТАБЛИЦА 5

Характеристика роста черенков, культивируемых постоянно базальными (Б) и апикальными (А) концами вниз, или переориентированных из апикального в базальное (АБ) и из базального в апикальное (БА) положения

Варианты	Воздушно-сухой вес 10 черенков, мг		Отношение весов, %	
	корни	листья	корни	листья
Контроль — без переориентации				
Б	546	573	100	100
А	157	334	28.8	58.3
Опыт — сроки переориентации после первой посадки				
на 2-й день				
АБ	558	639	100	100
БА	208	227	36.2	35.2
на 6-й день				
АБ	588	670	100	100
БА	348	531	59.2	80.3
на 10-й день				
АБ	420	660	100	100
БА	125	423	29.9	64.1

Заметим, что черенки, переведенные из базального положения в апикальное, в росте не только не уступают черенкам, постоянно культивируемым апикальными концами вниз (контроль), но даже несколько превосходят их. Черенки же, переведенные с апикального положения в базальное, превосходят в росте черенки, все время культивируемые базальными концами вниз, особенно по величине надземной массы.

Обсуждение результатов

Действие регуляторов роста на проявление полярности регенерации и роста черенков зависит от природы использованного вещества, от того, с какого конца оно введено, от отдельного или совместного введения регуляторов и сроков изменения ориентации черенков после обработки регуляторами. В связи с этим представляет интерес вопрос о природе полярности. По мнению большинства исследователей (Кренке, 1940; Чайлахян, Некрасова, 1954; Молотковский, 1961; Синнот, 1963), полярность регенерации является выражением анатомо-физиологических градиентов на противоположных концах тканей, органов и растения в целом.

Это положение справедливо, хотя и нуждается в конкретизации природы самих градиентов (Юсуфов, 1975). Если полярность регенерации действительно связана со структурными и функциональными градиентами, то она может быть экспериментально усилена или ослаблена у зрелых побегов путем воздействия факторов, оказывающих влияние на смещение естественных градиентов. Так, градиент активности нижнего конца побега, определяющийся в том числе и базипетальным перемещением ауксина (Турецкая, Кефели, 1968), удается усилить дополнительным введением ИУК. В то же время представляется возможным его ослабление обработкой морфологически нижних концов черенков 8-АГ или верхних — ИУК. Соответственно имеет место усиление или ослабление активности регенерации базальных концов черенков. Введение ИУК в апикальный конец способствует повышению его активности, уменьшает различия в регенерации у черенков, посаженных с разной ориентацией (см. рисунок и табл. 1).

При одновременном введении ИУК и 8-АГ в черенки градиент между полюсами не только сохраняется, но в зависимости от направления их введения даже усиливается. Например, при введении ИУК через основание, а 8-АГ через верхушку (рис., *VIII*) различия в укореняемости черенков разной ориентации усиливаются. В случае же введения ИУК через морфологически верхний, а 8-АГ — через нижний конец (рис., *IX*) наступает физиологическое доминирование апикальной части черенка, что проявляется в повышении активности регенерации.

При одновременном ингибировании (рис., *V*) или активировании (рис., *II*) черенка с обоих концов естественный градиент несколько нарушается и различия в регенерации у черенков, посаженных с разной ориентацией, уменьшаются. При подавлении или усилении активности апикального полюса регуляторами роста (табл. 2) темпы регенерации у черенков, обращенных из базального в апикальное и из апикального в базальное положение, соответственно подавлены или интенсифицированы. В то же время при двойном подавлении физиологической активности апикальной части черенка (повторной обработкой 8-АГ и культивированием базальным концом вниз) имеет место резкое снижение регенеративной активности верхушки черенка после обращения ее вниз. Известно, что действие метаболических ингибиторов различно в зависимости от времени их введения с момента посадки черенков (Турецкая и др., 1968). В наших опытах действие 8-АГ устойчиво проявлялось при введении его перед посадкой и по истечении 4—12 дней после этого.

Для оценки роли структурных градиентов в полярности представляют интерес опыты по переориентации черенков. У черенков ивы обычно на 3—4 день после посадки активизируется деление клеток, к 6—8 дню начинается подготовка корешков к выходу и к 11—12 дню на черенках появляются отдельные корешки. Корнеобразование черенков связано с усилением активности камбия, что приводит к увеличению размеров проводящих пучков и формированию множества корневых зачатков (Priestley, Swingle, 1929; Турецкая, 1961; Комиссаров, 1964; Александров, 1966; Эсау, 1969). Посадка черенков в любом положении способствует подобным структурным изменениям в тканях соответствующих концов, но темпы их зависят от ориентации (Юсуфов и др., 1965). У черенков, посаженных апикальными концами, начальные процессы заложения корней замедлены, они одновременно происходят и на базальном конце (обращенном вверх). Но на этом конце регенеративные процессы не завершаются дальнейшим ростом заложившихся зачатков из-за постепенного физиологического и структурного доминирования апикального полюса, обращенного вниз. В то же время у черенков, посаженных базальными концами, структурные различия полярных полюсов еще больше усиливаются из-за активации процессов регенерации в морфологически нижней и подавлении их в верхней части черенка. По той же причине по мере задержки переориентации наблюдаются постепенное усиление регенеративных процессов у черенков, переведенных из апикального положения

в базальное, и, наоборот, подавление регенерации у черенков, обращенных из базального в апикальное положение.

Значение структурных изменений для проявления полярности регенерации видно и в опытах по повторному укоренению черенков (Юсуфов и др., 1965). Если у черенков, культивируемых апикальными концами вниз, обрезать побег над местом прикрепления корней и снова его посадить в том же положении, то регенерация идет даже интенсивнее, чем у черенков нормальной ориентации после обработки ИУК. Ускорение регенеративных процессов у повторно укореняемых черенков выступает как результат структурных преобразований апикальных концов в ходе образования корней (Юсуфов, 1969). Значение структурных градиентов для полярности показано также и в опытах с укоренением побегов томатов верхушками с последующим отделением их от растения (Ефейкин, 1961). Таким путем достигалось экспериментальное «превращение» верхушки в основание побега, что было проверено черенкованием «перевернутых» побегов. Черенки, полученные с таких побегов и посаженные естественным морфологически верхним концом, укоренялись теперь как черенки из типичных побегов, посаженных основанием.

Черенки, подвергавшиеся разной обработке, посаженные в различном положении, заметно различались и в росте. У нормально посаженных черенков рост корней и побегов происходит более интенсивно при введении ИУК через основание, чем через верхушку. При введении ИУК через верхушку у черенков, посаженных базальными и апикальными концами, проявляются различия в росте, но они менее значительны, чем в случае введения ее через основание. Посадка апикальными концами вниз в общем ведет к подавлению роста черенков, хотя побеги и листья у них содержат намного больше нуклеиновых кислот (Юсуфов, Коновалов, 1967). Как долго сохраняются различия в росте у посаженных черенков, при разной ориентации, этот вопрос еще требует выяснения. В наших опытах они проявлялись в течение 2—3 лет. Рост у черенков, посаженных апикальными концами вниз, не нормализуется даже после появления корней. Его нормализация достигается только в том случае, если такой черенок посадить снова базальным концом вниз. Из этого следует, что смещение полярности в корнеобразовании не обязательно ведет к смещению полярности роста черенков.

Черенки, обработанные ИУК и 8-АГ, характеризуются неодинаковым развитием корней и побегов. Независимо от ориентации при обработке 8-АГ ростовые процессы резко подавляются, особенно при культивировании апикальными концами вниз (табл. 1 и 4). Рост побегов тормозится значительнее, чем рост корней. Влияние 8-АГ проявляется и после развития корней. Так, у черенков, посаженных апикальными концами вниз, после обработки 8-АГ рост побегов не нормализуется даже с развитием корней и обращением их базальными концами вниз (табл. 4).

Данные о дифференциации и росте черенков с разной ориентацией и обработкой позволяют косвенно судить и о направлении передвижения ИУК и 8-АГ. ИУК, введенная через верхний конец, передвигается в базальном направлении и ускоряет дифференциацию и рост корней у основания черенка. При введении ИУК через основание (рис., *III* и *VIII*) она не оказывает существенного влияния на процессы регенерации в апикальной части черенка (обращенной вниз) из-за ее слабого транспорта в этом направлении. 8-АГ, введенный через основание (рис., *VI* и *IX*) или через верхушку (рис. *VII* и *VIII*), не влияет заметно на процессы регенерации, протекающие в противоположном конце черенка, что свидетельствует об его медленном транспорте. В целом же транспорт регуляторов роста в той или иной мере осуществляется в разных направлениях.

Итак, полярность регенерации и роста побега может быть усилена или ослаблена путем воздействия на сложившиеся в онтогенезе структурные и функциональные градиенты. Следовательно, мысль о связи полярности с указанными градиентами на противоположных концах стеблевых черенков в данной работе получила новое экспериментальное подтвержде-

ние. Однако для познания природы полярности необходимо выяснить первопричину возникновения структурных и функциональных градиентов в онтогенезе. Использованный выше подход не позволяет ответить на указанный вопрос.

Становление полярности разных структур, по-видимому, относительно самостоятельно. Уже тот факт, что смещение полярности корнеобразования у черенков не приводит к нормализации их роста, свидетельствует об отсутствии прямой связи между полярностью развития корней и побегов у растений. Об этом же говорят и данные о проявлении полярности у небольших отрезков корней, побегов и листьев, что показано во многих опытах по выращиванию их в стерильной культуре.

Полярность у растений в целом и у их отдельных частей с точки зрения становления и развития этого свойства нуждается в анализе. Пока мы располагаем лишь некоторыми данными в отношении низших растений (Сабинин, 1963; Синнот, 1963).

Для разработки проблемы морфогенеза и развития растений в онтогенезе познание роли полярности в этих процессах представляет особый интерес. Однако, к сожалению, заметно значительное ослабление интереса морфологов и физиологов к изучению полярности и ее роли в развитии растений. Имеющиеся данные касаются лишь частных вопросов. Слабая изученность полярности растений отчасти связана с недооценкой ее роли в процессах развития.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. (1966). Анатомия растений. — Ефейкин А. К. (1961). К вопросу об изменении полярности у растений. Бот. ж., 46, 2. — Комиссаров Д. А. (1964). Биологические основы размножения древесных растений черенками. — Кренке Н. П. (1940). Полярность у растений. Изв. АН СССР, сер. биол., 3. — Молотковский Г. Х. (1961). Полярность развития растений. — Сабинин Д. А. (1963). Физиология развития растений. — Синнот Э. (1963). Морфогенез растений. — Турецкая Р. Х. (1961). Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. — Турецкая Р. Х., В. И. Кефели. (1968). Передвижение ауксинов в растениях. Усп. совр. биол., 66, 1 (4). — Турецкая Р. Х., В. И. Кефели, Э. М. Коф. (1968). Действие метаболических ингибиторов на системы, участвующие в росте растягивающихся клеток и в корнеобразовании. Физиол. раст., 15, 6. — Чайлахян М. Х., Т. В. Некрасова. (1954). О преодолении полярности у черенков лимона. Физиол. раст., I, 1. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. — Юсуфов А. Г. (1969). Исследования по регенерации у двудольных растений. Докт. дисс., БИН АН СССР. Л. — Юсуфов А. Г. (1975). Морфогенез и развитие растений в связи с полярностью регенерации (к проблеме эволюции онтогенеза растений). Ж. общ. биол., 36, 3. — Юсуфов А. Г., И. Н. Коновалов. (1967). К физиологической характеристике черенков, укорененных с нарушенной полярностью. — В кн.: Эколого-физиологические особенности интродуцируемых растений (экспер. бот., 19). — Юсуфов А. Г., Л. Н. Тылик, Р. Ахлакова. (1965). Некоторые анатомо-физиологические изменения черенков в процессе их укоренения. Физиол. раст., 12, 4. — Priestley J. H., Ch. F. Swingle. (1929). Vegetative propagation from the standpoint of plant anatomy. Techn. Bull. United States Department of Agriculture. Washington, 151. — Simon S. (1908). Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvörgange im Callusgewebe von Holzgewächsen. Jahrb. wiss. Bot., 45. — Vöchting H. (1878). Über Organbildung in Pflanzenreich.

Дагестанский государственный университет
им. В. И. Ленина,
Махачкала.

Получено 9 XI 1976.

УДК 581.552 : 581.52 (571.642)

В. Л. Морозов

ЗАПАСЫ НАДЗЕМНОЙ И ПОДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ КРУПНОТРАВЬЯ И ЕГО ДОМИНАНТОВ НА САХАЛИНЕ

V. L. MOROZOV. STOCKS OF THE OVERGROUND AND UNDERGROUND TALL-HERB PHYTOMASS AND ITS DOMINANTS ON SAKHALIN

Приведены результаты изучения биологической продуктивности крупнотравных сообществ в юго-западной части о. Сахалин. Показано, что в естественных условиях произрастания ценозы создают огромную фитомассу. Доминанты и основные представители сообществ — высокопродуктивные растения. Отношение надземной фитомассы к подземной у сахалинского крупнотравья в разных экотопах варьирует в широких пределах. Исследованные сообщества и их доминанты характеризуются очень высокой биологической продуктивностью не только в благоприятных эдафических условиях, но и при недостаточном водоснабжении.

В приокеанических районах Дальнего Востока сравнительно широко распространены уникальные травянистые сообщества — крупнотравья. В отличие от других ботанико-географических районов на Камчатке, Сахалине, Хоккайдо эти сообщества имеют важное значение в кормопроизводстве (Tatewaki, 1942; Yoshioka, 1948; Степанова, 1955, 1965; Щербова, 1970; Черняева, 1971; Numata et al., 1972). В ботаническом отношении крупнотравья интересны видовым составом, структурой, интенсивным ростом побегов, большим листовым индексом, высокой биологической продуктивностью (Толмачев, 1959; Midorikawa, 1959; Iwaki et al., 1966; Степанова, Белая и др., 1973; Степанова, Щербова и др., 1973; Морозов, 1974а, б; Морозов, Белая, 1976).

При эколого-физиологических стационарных исследованиях в 1972, 1974—1976 гг. на Сахалине были получены материалы по продуктивности крупнотравных ценозов и их отдельных представителей. Исследования проводили в юго-западной части острова (Невельский, Холмский и Анивский районы), характеризующейся сравнительно благоприятными метеорологическими условиями вегетационных периодов.

Средняя продолжительность безморозного периода в районе основных стационарных исследований (Холмское опытное поле) составляет 145—155 дней, осадков выпадает 750—800 мм в год, из них более 400 мм за период активной вегетации. Средняя высота снежного покрова превышает 70 см. Средняя месячная температура самого теплого месяца (августа) около 18° (Агроклиматические ресурсы. . ., 1973). По количеству выпавших осадков за вегетационный сезон и температуре воздуха 1972 и 1975 годы являются типичными.

Растительность исследованной территории разнообразна и представлена темнохвойными лесами с примесью широколиственных пород. Крупнотравные сообщества здесь широко распространены в поймах рек и на горных склонах в хорошо дренированных и достаточно влажных экотопах.

Объектами исследований служили крупнотравные сообщества с доминированием *Filipendula camtschatica*,[1] *Polygonum sachalinense*, *P. weyrichii*, *Petasites amplus*, *Angelica ursina*, *Senecio cannabifolius*, заросли *Anthriscus aemula*, произрастающие в условиях влажной поймы и сухих надпойменных террас.

Для определения запасов надземной фитомассы крупнотравных сообществ учетные площадки в 1 м² закладывали в 7—14-кратной повторности. Наблюдения проводили через каждые 10 дней с июня до середины сентября. Подземную фитомассу определяли методом монолитов с 5—9 учетных площадок в 0.25 м² на глубину проникновения корней (80—140 см). Прирост корней и корневищ принимали равным 30% от запаса подземной фитомассы

[1] Названия видов даны по «Определителю высших растений Сахалина и Курильских островов» (1973) с учетом «Свода дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

Родин и др., 1968). В надземной части отдельно учитывали массу листьев с черешками и стеблей, а в подземной — корней и корневищ. Наибольшую фитомассу надземных органов растений определяли в период их максимального развития. Для учета запасов фитомассы надземных побегов и подземных органов доминантов и основных представителей крупнотравья применяли случайную выборку отдельных растений в различные фазы развития. В период максимального развития побегов фракционный состав и вес фитомассы учитывали, срезая все растения с 7—14 площадок в 1 м². Путем математической обработки данных получали средние значения характеристик и строили гистограммы распределения. По гистограммам подбирали 15—30 растений с параметрами, соответствующими средним значениям. Параллельно с изучением продуктивности проводили биометрические измерения растений, учитывали размеры их ассимиляционной поверхности.

В условиях поймы крупнотравья представлены сообществами с доминированием *Filipendula camtschatica*, *Polygonum sachalinense*, *Senecio cannabifolius*, *Petasites amplus* и зарослями *Anthriscus aemula*. Из других представителей крупнотравья в состав этих ценозов входят: *Aconitum fischeri*, *Cacalia robusta*, *Cirsium kamtschaticum*, *Cardiocrinum glehnii*, *Lysichiton camtschatcense*, *Symplocarpus foetidus*, *Urtica platiphylla* и др. Высота травостоев в пойме достигает 4.5 м. В фазы цветения и плодоношения *Filipendula camtschatica* и *Polygonum sachalinense* количество побегов на 1 м² у травостоев на пойменных участках составляет 20—26. У сообществ *Petasites amplus* общее число вегетативных побегов к середине августа достигает 10, из них 6—7 с одним крупным черешком, 2 — с двумя и 1 — с тремя хорошо развитыми черешками. У травостоев *Senecio cannabifolium* и *Anthriscus aemula* количество побегов составляет 17 на 1 м² поверхности почвы, занимаемой ценозами. Индексы листовой поверхности (LAI) сообществ *Filipendula camtschatica* в условиях поймы составляют 13—14, у *Petasites amplus* — 6, у *Polygonum sachalinense* достигают рекордной величины — 18—21 м²/м² (Морозов, 1974б, 1976).

На сухих надпойменных террасах исследовали крупнотравья с доминированием *Filipendula camtschatica*, *Polygonum sachalinense*, *P. weyrichii*, *Senecio cannabifolius*, *Angelica ursina*. Кроме доминантов здесь отмечены *Angelica gmelinii*, *Aralia schmidtii*, *Anthriscus aemula*, *Aruncus kamtschaticus*, *Cirsium kamtschaticum*, *Cimicifuga simplex*, *Ligularia fischeri*, *Pleurospermum camtschaticum*, *Veratrum grandiflorum* и др. В период максимального развития побегов *Filipendula camtschatica* и *Polygonum sachalinense* общее количество побегов в травостоях составляет 14—16 на 1 м². На долю доминантов этих сообществ приходится 12—13 побегов. У ценозов *Polygonum weyrichii* к концу цветения среднее количество побегов на 1 м² — 20—26. В монодоминантных сообществах *Angelica ursina* в фазу ее цветения общее количество побегов составляет 8, из которых 2—3 генеративных и 4—6 вегетативных. В условиях сухой надпойменной террасы отмечено увеличение видового разнообразия за счет мелкостебельного разнотравья. Листовые индексы крупнотравья при недостаточном водоснабжении снижаются. У ценозов *Polygonum weyrichii* индекс ассимиляционной поверхности составляет 5.4, у *P. sachalinense* — не более 10—16, у *Angelica ursina* — 7 м²/м².

Определение продуктивности различных сообществ крупнотравья в благоприятных условиях питания и увлажнения (пойма) показало, что ценозы могут образовывать свыше 700 ц/га общей фитомассы и около 300 ц/га надземной (табл. 1). Наиболее высокой продуктивностью надземных и подземных органов характеризуются сообщества *Polygonum sachalinense*. Запасы надземной фитомассы аналогичных травостоев на севере о. Хонсю (Япония) оказались значительно ниже — 119 ц/га (Iwaki et al., 1964). Самая низкая продуктивность в условиях поймы отмечена у зарослей *Anthriscus aemula* (98—99 ц/га). Запасы надземной и общей фитомассы травостоев *Filipendula camtschatica* на Сахалине в 1.5—2 раза выше, чем на Камчатке (Степанова, Щербова и др., 1973; Морозов, Белая, 1976). Соотношение надземной и подземной фитомассы на пойменных местообитаниях у сахалинского крупнотравья варьирует от 1 : 0.6 до 1 : 2. Основное

ТАБЛИЦА 1

Запасы фитомассы крупнотравных сообществ в пойме (ц/га абс. сух. веса)

Сообщества с доминированием	Год	Надземная часть			Подземная часть			Общая фитомасса	Отношение надземной фитомассы к подземной
		листья	стебли	всего	корни	корневища	всего		
Filipendula camtschatica	1972	63.1	109.0	172.1±31	—	—	283.9±26	456.0	1 : 1.6
	1974	73.3	117.6	190.9±19	82.2	197.0	279.2±49	470.1	1 : 1.5
	1975	69.0	121.7	190.7±8	86.0	202.9	288.9±75	479.6	1 : 1.5
Polygonum sachalinense	1972	84.4	168.6	253.0±32	—	—	346.9±36	599.9	1 : 1.4
	1974	97.3	172.2	269.5±46	63.4	342.2	405.6±29	711.5	1 : 1.5
	1975	86.8	208.0	294.8±55	59.6	228.6	288.2±25	583.0	1 : 1
Senecio cannabifolius	1974	82.2	20.4	102.6±11	—	—	188.4±18	291.0	1 : 1.8
	1975	60.9	55.4	116.3±34	58.3	117.3	175.6±4	291.9	1 : 1.5
Petasites amplus *	1972	32.3	63.7	96.0±50	—	—	185.6±6	281.6	1 : 1.9
	1974	61.6	135.3	196.9±19	53.2	125.4	178.6±23	375.5	1 : 0.9
	1975	39.3	52.0	91.3±27	66.6	115.5	182.1±23	273.4	1 : 2
Anthriscus aemula	1974	18.6	39.4	58.0±16	—	—	41.3±14	99.3	1 : 0.7
	1975	20.3	41.4	61.8±22	—	—	36.7±24	98.5	1 : 0.6

* Вес черешков указан в графе стебли.

ТАБЛИЦА 2

Запасы фитомассы крупнотравных сообществ в условиях надпойменной террасы (ц/га абс. сух. веса)

Сообщества с доминированием	Год	Надземная часть			Подземная часть			Общая фитомасса	Отношение надземной фитомассы к подземной
		листья	стебли	всего	корни	корневища	всего		
Filipendula camtschatica	1974	25.3	32.7	58.0±42	96.8	117.0	213.8±22	271.8	1 : 3.7
	1975	28.2	34.4	62.6±35	102.7	170.1	272.8±16	335.4	1 : 4.3
Polygonum sachalinense	1974	49.1	98.0	147.1±31	—	—	263.4±18	410.5	1 : 1.8
	1975	58.9	89.9	148.8±23	—	—	239.1±63	387.9	1 : 1.6
P. weyrichii	1974	51.6	55.7	107.3±12	—	—	480.9±30	588.2	1 : 4.5
	1975	36.4	42.5	78.9±21	151.5	387.6	539.1±43	618.0	1 : 6.8
Senecio cannabifolius	1974	18.0	24.2	42.2±18	60.4	79.4	139.8±19	182.0	1 : 3.3
	1975	29.2	23.5	52.7±4	—	—	161.3±24	214.0	1 : 3.1
Angelica ursina *	1972	76.2	98.1	174.3±59	—	—	85.4±32	259.7	1 : 0.5
	1974	59.0	198.1	257.1±34	—	—	83.5±45	340.6	1 : 0.3
	1975	53.3	157.4	210.7±18	—	—	97.0±37	307.7	1 : 0.5

* Вес черешков указан в графе стебли.

количество органической продукции в надземных органах запасается в стеблях или, как это отмечено у *Petasites amplus*, в черешках.

При недостаточном водоснабжении (участки надпойменной террасы) продуктивность крупнотравья остается достаточно высокой (табл. 2). В этих условиях ценозы способны образовывать более 600 ц/га общей фитомассы и около 250 ц/га надземной. Высокая продуктивность характерна для травостоев *Polygonum weyrichii*. Самые высокие запасы надземной фитомассы отмечены у сообществ *Angelica ursina*. По данным японских исследователей (Iwaki et al., 1964), ценозы *A. ursina* в окрестностях горы Хаккода (северная часть о. Хонсю) запасают в надземных органах в 4—5 раз меньше органической продукции, чем травостои на Сахалине. Соотношение надземной и подземной фитомассы у сахалинского крупнотравья в условиях надпойменной террасы изменяется от 1 : 0.3 до 1 : 6.8. Увеличение роли подземных органов в общем количестве органической продукции сообществ при недостаточном водообеспечении связано с биологическими особенностями многолетних корневищных растений, к которым относятся основные представители крупнотравья. У сообществ в условиях надпойменной террасы прослеживается тенденция к увеличению веса листьев и корней в общей массе органической продукции надземных и подземных органов.

Располагая материалами о запасах фитомассы в надземных и подземных органах ценозов, мы попытались определить прирост органической продукции крупнотравья за вегетационный период 1975 г. в различных местообитаниях (табл. 3). В условиях поймы за вегета-

ТАБЛИЦА 3

Годичный прирост фитомассы крупнотравных сообществ (ц/га абс. сух. веса)

Сообщества с доминированием	Надземная часть	Подземная часть			Общая фитомасса
		корни	корневища	всего	
Пойма					
Filipendula camtschatica	191	26	61	87	278
Polygonum sachalinense	295	18	69	87	382
Senecio cannabifolius	116	17	35	52	168
Petasites amplus	91	20	35	55	146
Anthriscus aemula	62	—	—	11	73
Надпойменная терраса					
Filipendula camtschatica	63	31	51	82	145
Polygonum sachalinense	149	—	—	72	221
P. weyrichii	79	45	116	161	240
Senecio cannabifolius	53	—	—	48	101
Angelica ursina	211	—	—	29	240

цию нарастает 70—380 ц/га фитомассы, на участках сухой надпойменной террасы несколько меньше — 100—240 ц/га. В оптимальных условиях экотопа в надземных органах запасается значительно больше органической продукции, чем в приросте корней и корневищ. Учитывая биоморфологические особенности *Angelica ursina*, *Anthriscus aemula*, *Petasites amplus*, *Senecio cannabifolius*, можно полагать, что расчетная величина прироста подземной фитомассы сообществ, образованных этими растениями, несколько занижена. У сообществ с доминированием корневищных многолетников (*Filipendula camtschatica*, *Polygonum sachalinense*, *P. weyrichii*) годичный прирост корней и корневищ, видимо, ниже расчетных данных.

ТАБЛИЦА 4

Запасы фитомассы доминантов сахалинского крупнотравья (г абс. сух. веса)

Вид	Надземная часть			Подземная часть	Общая фитомасса
	листья, черешки	соцветия, стебли	всего		
Angelica ursina	830.8	626.5	1457.3±120	575.2±130	2032.5
Filipendula camtschatica	41.7	78.7	120.4±31	—	—
F. camtschatica (f. *glabra*)	36.6	61.9	98.5±24	—	—
Heracleum dulce	69.7	113.5	183.2±68	293.5±98	476.7
Petasites amplus	147.5	—	147.5±29	—	—
Polygonum sachalinense	66.0	159.6	225.6±73	—	—
P. weyrichii	15.0	24.4	39.4±11	—	—
Senecio cannabifolius	53.3	136.4	189.7±34	—	—

Высокой биологической продуктивностью характеризуются не только крупнотравные сообщества, но и их доминанты (табл. 4). В благоприятных эдафических условиях доминанты травостоев запасают за вегетационный период в надземных органах большое количество органической продукции (от 40 до 1500 г). Основная доля органического вещества надземных органов у *Angelica ursina* и *Petasites amplus* накапливается в листьях и мощных черешках. Другие представители сахалинского крупнотравья запасают от 12 (*Symplocarpus foetidus*) до 400 г (*Angelica gmelinii*) органического вещества в листьях, черешках и стеблях (табл. 5). С учетом веса подземных органов запасы фитомассы основных представителей крупнотравья составляют 37—2000 г. Такое количество органической продукции у растений создается за счет высокой активности их ассимиляционного аппарата

и огромных размеров листовой поверхности (Морозов, 1976). У основных представителей крупнотравья на Сахалине площадь листьев превышает 1 м². Листовая поверхность *Petasites amplus* достигает 2.4, *Polygonum sachalinense* — 2.8, *Lysichiton camtschatcense* — 3.5, *Angelica ursina* — 6.3 м².

ТАБЛИЦА 5

Запасы фитомассы представителей сахалинского крупнотравья (г абс. сух. веса)

Вид	Надземная часть			Подземная часть	Общая фитомасса
	листья, черешки	соцветия, стебли	всего		
Aconitum fischeri	11.3	34.1	45.4±15	29.4±21	74.8
Angelica gmelinii	104.0	302.3	406.3±24	141.3±21	547.6
Aralia schmidtii	112.9	103.4	216.3±51	—	—
Anthriscus aemula	5.2	91.6	96.8±34	51.0±18	147.8
Aruncus kamtschaticus	6.1	7.1	13.2±2	—	—
Cacalia robusta	45.6	79.9	125.5±29	—	—
Cirsium kamtschaticum	23.2	45.4	68.6±13	—	—
Cimicifuga simplex	10.2	10.4	20.6±3	—	—
Cardiocrinum glehnii *	24.8	55.4	80.2±17	13.2±21	93.4
Lysichiton camtschatcense	121.9	—	121.9±35	532.3±62	654.2
Ligularia fischeri	9.6	18.5	28.1±8	—	—
Pleurospermum camtschaticum	64.0	113.2	177.2±72	56.9±18	234.1
Symplocarpus foetidus	12.1	—	12.1±3	24.5±7	36.6
Urtica platiphylla	7.5	20.8	28.3±9	—	—
Veratrum grandiflorum	5.3	10.9	16.2±5	53.9±20	70.1

* Запасы фитомассы определены в 1972 г. у двух растений, и в 1974 г. — у одного.

При изучении продуктивности крупнотравья было обращено внимание на некоторые особенности двух форм *Filipendula camtschatica* (опушенной и неопушенной). Эти формы были отмечены ранее на Камчатке (Степанова, Белая, Гурзенков и др., 1973; Белая, 1974). Опушенная форма *F. camtschatica* широко распространена на Сахалине, Хоккайдо и Курильских островах и отличается более высокой продуктивностью (табл. 4), размерами ассимиляционного аппарата, некоторыми биометрическими параметрами и интенсивностью ассимиляции (Морозов, 1976). Неопушенная форма *F. camtschatica* в пределах Сахалинской обл. встречается значительно реже, на Камчатке она является основным ценозообразователем крупнотравья. В условиях Камчатки неопушенная форма по морфологии, кариологическим и физиологическим показателям резко отличается от опушенной (Степанова и др., 1975). Полученные нами материалы подтверждают выводы Г. И. Ворошиловой и Г. А. Белой (1976) о критическом пересмотре систематического положения двух форм *F. camtschatica*.

Таким образом, крупнотравья, их доминанты и основные представители на Сахалине характеризуются очень высокой биологической продуктивностью не только в благоприятных условиях экотопа, но и при недостаточном водоснабжении. Создавая огромное количество органической продукции мощным ассимиляционным аппаратом, травостои запасают основную ее часть в подземных органах. Годичный прирост фитомассы некоторых высокопроизводительных травостоев в благоприятных эдафических условиях нередко превышает общую биологическую продуктивность сообществ на сухих местообитаниях.

ЛИТЕРАТУРА

Агроклиматические ресурсы Сахалинской области. (1973). — Белая Г. А. (1974). Некоторые результаты исследований интенсивности транспирации высокотравья Камчатки. Экология, 6. — Ворошилова Г. И., Г. А. Белая. (1976). Адаптационные изменения в структуре листа некоторых растений Камчатки. В кн.: Биологические проблемы Севера, ботаника. Петрозаводск. — Морозов В. Л. (1974а). Адаптивные особенности использования солнечной радиации высокопродуктивными травянистыми фитоценозами Камчатки. Тезисы докл. симпоз. «Биологические проблемы Севера», 7. Якутск. — Морозов В. Л. (1974б). Радиационный режим и геометрическая структура высокопродуктивных травостоев при-

океанических районов Дальнего Востока. Тезисы докл. симпоз. «Продуктивность наземных фотосинтезирующих систем в экстремальных условиях». Улан-Удэ. — Морозов В. Л. (1976). Некоторые аспекты адаптации доминантов крупнотравья по утилизации энергии ФАР (Камчатка, Сахалин). В кн.: Биологические проблемы Севера, физиология и биохимия растений. Петрозаводск. — Морозов В. Л., Г. А. Белая. (1976). Продуктивность крупнотравных сообществ и их доминантов приокеанических районов Дальнего Востока. В кн.: Биологические проблемы Севера, ботаника. Петрозаводск. — Родин Л. Е., Н. П. Ремезов, Н. И. Базилевич. (1968). Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. — Степанова К. Д. (1955). Луга южной части Сахалина. — Степанова К. Д. (1965). Луга полуострова Камчатка. — Степанова К. Д., Г. А. Белая, Н. Н. Гурзенков, Н. Н. Качура. (1973). Биоморфологические, физиологические и кариологические особенности лабазника камчатского *Filipendula kamtschatica* (Pall.) Maxim. В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан. — Степанова К. Д., Г. А. Белая, В. Л. Морозов, Н. Н. Качура. (1973). К вопросу о генезисе элементов крупнотравья Камчатки. В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан. — Степанова К. Д., Н. Н. Качура, Г. А. Белая, В. Л. Морозов. (1975). Опыт комплексного исследования луговых сообществ Камчатки. В кн.: Биологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток. — Степанова К. Д., М. А. Щербова, В. Л. Морозов, Л. И. Рассохина. (1973). Продуктивность сообществ крупнотравья в Камчатской области. В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан. — Толмачев А. И. (1959). О флоре острова Сахалин. Комаровские чтения, XII. М.—Л. — Черняева А. М. (1971). Биологическая и химическая характеристика многолетних силосных растений на Сахалине. В кн.: Растения и факторы внешней среды. Тр. Сахалинск. комплекс. НИИ СО АН СССР, 23. — Щербова М. А. (1970). Биологическое обоснование правильного использования главнейших типов лугов Камчатки. Автореф. канд. дисс. Владивосток. — Iwaki H., B. Midorikawa, H. Hogetsu. (1964). Studies on the Productivity and Nutrient Element Circulation in Kirigamine Grassland, Central Japan. II. Seasonal Change in Standing Crop. Bot. Mag., Tokyo, 77, 918. — Iwaki H., M. Monsi, B. Midorikawa. (1966). Dry Matter production of some herb communities in Japan. The Eleventh Pacific Science Congress. Tokyo, August—September. — Midorikawa B. (1959). Growth-analytical study of altherbosa on Mt. Hakkoda, Nort-East Japan. Ecol. Rev., 15. — Numata M., A. Miyawaki, D. Itow. (1972). Natural and semi-natural vegetation in Japan. Blumea, 20. — Tatewaki M. (1942). Classification of native pasture of northern Japan. Ecol. Rev., 8. — Yoshioka K. (1948). Communities of tall growing herbs on Mt. Hakkoda. Ecol. Rev., 11.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 9 III 1977.

УДК 581.9 (571.61.64)

Т. И. Нечаева, В. П. Верхолат, Ю. С. Полийчук

О РАСПРОСТРАНЕНИИ НЕКОТОРЫХ ЗАНОСНЫХ РАСТЕНИЙ НА ЮГЕ ПРИМОРЬЯ

T. I. NECHAEVA, V. P. VERHOLAT, J. S. POLICHUK. ABOUT DISTRIBUTION OF SOME ADVENTITIOUS PLANTS ON THE SOUTH OF PRIMORIE

Приводятся сведения о заносных растениях, собранных в южном Приморье на сорных местах и не указывавшихся в литературе, либо тех, у которых отмечены новые точки сбора, что свидетельствует об их расселении.

Butomus umbellatus L. Ранее отмечен для Михайловского р-на (Воробьев и др., 1966). Собран также в с. Покровка Октябрьского р-на, 20 VII 1974 Н. Орищенко. Редкое на Дальнем Востоке растение. Известен и в Амурской обл. (Грищенко, Дымина, 1976).

Carex heterolepis Bunge. Отмечалось одно местонахождение вида на юге Приморья (Егорова, 1973). Обнаружен и севернее: Чугуевский р-н,

совхоз Победа, в темнохвойной тайге у обочины строящейся лесовозной дороги, на сыром глинистом участке 20 VII 1972 В. Верхолат.

Carex hirta L. Для флоры Дальнего Востока указывается впервые. Собран в с. Анисимовка Шкотовского р-на, на сухих склонах 27 VII 1974 Т. Нечаевой; там же, в старом поселке, среди кустарниковых зарослей вдоль дороги — 14 VII 1974 В. Верхолат. В местах сбора растение обнаружено в большом количестве. По всей вероятности, оно было занесено из западных районов СССР.

Vaccaria segetalis (Neck.) Garcke. Редкий в пределах Дальнего Востока. Отмечался для флоры Нижнего Амура (Шага, 1974) и Приморья (Воробьев и др., 1966). Т. Нечаевой собран один раз во Владивостоке (ст. Первая Речка, на железнодорожных путях, 25 VII 1974).

Dianthus armeria L. Новый вид для флоры Дальнего Востока. Неоднократно собирался в июле 1976 г. в с. Анисимовка Шкотовского р-на на сухом лугу у ручья Березового М. Никулиным, А. Климовой, Л. Коцюбой, Н. Галь; в долине ключа Смольного, на сухом склоне — Щипачевой.

Chamaerhodos erecta (L.) Bunge. Встречается в Приморье очень редко. Единичный экземпляр обнаружен в с. Ново-Георгиевка Уссурийского р-на, на сухом склоне у р. Раздольной 10 VIII 1973 Т. Нечаевой.

Lathyrus tuberosus L. Ранее отмечался для Лазовского заповедника и окр. Владивостока (Воробьев и др., 1966). Обнаружен в массе в с. Лукьяновка Шкотовского р-на в полыннике близ железной дороги 18 VII 1974 С. Виноградовой и Т. Нечаевой.

Lathyrus pratense L. В пределах Дальнего Востока был собран неоднократно: в Хабаровском крае (Шлотгауэр, Шретер, 1968), на Сахалине (Нечаева, 1971). Для Приморья отмечается впервые: пос. Большекаменск, июль 1976, О. Макарчук.

Medicago minima L. Собран вместе с предыдущим растением. Этот вид впервые указывается для флоры Дальнего Востока.

Galeopsis tetrahit L. Новый вид дальневосточной флоры. Собран неоднократно во Владивостоке. По устному сообщению В. Н. Ворошилова, этот вид обнаружен им на ст. Океанской. Т. Нечаевой собран дважды: ст. Первая Речка, 25 VIII 1974; район ул. Снеговой, близ железнодорожных путей, 15 IX 1974. Заметно процветание этого вида в местах сбора. Находки *G. tetrahit* в разных точках и в разные годы свидетельствуют о его тенденции к расселению наряду с заносным *G. speciosa* Mill.

Veronica spicata L. Явно заносный вид. Собран в Приморском крае, в с. Анисимовка Шкотовского р-на на сухом лугу 16 VII 1974 Н. Пак. Впервые отмечается для флоры Дальнего Востока.

Veronica arvensis L. Отмечался для Сахалина и Хабаровского края. В Приморье до сих пор было известно одно местонахождение (Ворошилов и др., 1968). Повторно вид обнаружен в огороде в качестве сорного в пос. Тигровый Партизанского р-на 26 V 1975 Ю. Полийчук.

Odontites serotina L. Отмечался для с. Анисимовка (Воробьев и др., 1966). Обнаружен также в Сихотэ-Алинском заповеднике на лугу у дороги 11 VIII 1976 Л. Медведевой и в с. Заповедном Лазовского р-на 13 VIII 1976 Е. Шупульник.

Lactuca sativa L. Обнаружен в одичалом состоянии во Владивостоке: близ железнодорожных путей 25 VIII 1974 Т. Нечаевой, на ул. 3-й Рабочей на сорном месте 4 VIII 1976 В. Верхолат.

Lactuca serriola L. Имеются сборы этого вида: г. Владивосток, у дороги по ул. Русской 14 VIII 1974 Т. Нечаевой; район ул. Снеговой, у железной дороги, 19 IX 1974, ею же; район 6-й Рабочей, овраг, южный склон, 24 VIII 1976 В. Верхолат.

Гербарные образцы цитируемых видов переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), дублеты находятся на кафедре ботаники Дальневосточного государственного университета (г. Владивосток).

Авторы глубоко благодарны В. Н. Ворошилову, Д. П. Воробьеву, Т. В. Егоровой и С. С. Харкевичу за помощь в определении растений.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П., В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой, А И. Шретер. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. — Ворошилов В. Н., П. Г. Горовой, Н. С. Павлова. (1968). Редкие и новые для советского Дальнего Востока растения. Нов. сист. высш. раст., 5. — Грищенко Н. В., Г. Д. Дымина. (1976). Новые виды для флоры Амурской области. Бот. ж., 61, 2. — Егорова Т. В. (1973). Заметки о видах рода *Carex* L. флоры СССР. Нов. сист. высш. раст., 10. — Нечаева Т. И. (1971). Новые и редкие для острова Сахалина растения. Нов. сист. высш. раст., 8. — Шага Н. И. (1974). Заносные растения во флоре Нижнего Амура. Бот. ж., 59, 10. — Шлотгауэр С. Д., А. И. Шретер. (1968). Новые виды растений для флоры Хабаровского края. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 69.

Дальневосточный государственный университет, Владивосток.

Получено 28 III 1977.

УДК 712.3 (282.247.33) (018)

Б. Н. Горбачев, А. И. Луценко

ОПЫТ ФИТОИНДИКАЦИИ ЛАНДШАФТОВ ПЕСЧАНЫХ ТЕРРАС В РЕЧНЫХ ДОЛИНАХ СТЕПНОЙ ЗОНЫ (НА ПРИМЕРЕ ТЕРРАС СРЕДНЕГО И НИЖНЕГО ДОНА)

B. N. GORBACHEV, A. I. LUTSENKO. THE EXPERIENCE OF PHYTOINDICATION OF SAND TERRACE LANDSCAPES IN RIVER VALLEYS OF THE STEPPE ZONE (EXEMPLIFIED BY THE TERRACES OF THE MIDDLE AND LOWER REACHES OF THE DON RIVER)

На основании многолетних геоботанических исследований с использованием геоморфологических, геологических, гидрологических и почвенных данных предлагается метод фитоиндикации, который дает возможность надежно отличать не подвергавшиеся эрозии песчаные массивы от менее ценных в хозяйственном отношении песков, подвергавшихся в прошлом развеиванию. Этот метод позволяет также со значительной степенью точности судить о почвах данного участка.

Естественные процессы изменения природных условий и формирования ландшафтов в долинах рек степной зоны идут значительно быстрее, чем на водораздельных пространствах. Под влиянием хозяйственной деятельности человека они ускоряются и нередко принимают нежелательное направление, что необходимо учитывать при использовании таких земель. Большую помощь при этом могут оказать методы фитоиндикации.

Мы применяли методы фитоиндикации на песчаных надпойменных террасах р. Дон в пределах Ростовской обл. (Казанско-Вешенский и Цимлянский песчаные массивы), а также на террасах рек Чир, Северский Донец и его притоков — Митякинка, Белая, Калитва и Кундрючья. Все эти массивы, расположенные в основном в пределах подзоны разнотравно-дерновиннозлаковой степи, имеют общую площадь около 400 тыс. га и представляют большую хозяйственную ценность. Однако используются они в настоящее время далеко не всегда рационально.

Нами проводились работы с 1958 по 1974 г. (Горбачев, 1967, 1974; Луценко, 1971). Были использованы также данные В. Н. Сукачева (1902), И. В. Новопокровского (1915), Б. Б. Полынова (1926), А. Д. Гожева (1929), А. Г. Гаеля (1928, 1929, 1932, 1934), А. Г. Гаеля и А. А. Трушковского (1962), А. Ф. Флерова (1935), Г. М. Зозулина (1963) и др.

На песчаных надпойменных террасах идут одновременно два процесса: длящийся веками процесс формирования рельефа, почв и растительности на древнеаллювиальных песках, на который накладывается быстро протекающий процесс вторичного зарастания песков, подвергшихся антропогенной эрозии.

Зарастание песков на террасах Дона и формирование почвенного и растительного покровов начались еще в плейстоцене на древнеэоловых песках. Особенно интенсивно протекали эти процессы в атлантический период среднего голоцена (Гаель и Трушковский, 1962). В результате на песчаных аллювиальных равнинах сформировались глубокогумусированные связнопесчаные и супесчаные почвы, имеющие большую хозяйственную ценность. Эти авторы относят их к типу дерново-степных, подчеркивая отличие от зональных черноземных почв. Почвы эти проходили когда-то пойменную стадию; они характеризуются большой мощностью гумусовых горизонтов (60—80 см), наличием более или менее уплотненного горизонта В и признаками древнего лугового процесса в горизонте С. Там, где песчаные массивы не подвергались антропогенной эрозии, эти почвы сохранились и в настоящее время.

Однако на больших площадях происходило их развеивание, вызванное неправильным хозяйственным использованием территории. При этом гумусовый горизонт почвы разрушался, а равнинный рельеф террас превращался в бугристый. На развеянных песках начинались вторичные зарастание и формирование почв, но теперь они приводили к образованию мелкогумусированных рыхлых или слабосвязных песчаных почв, имеющих значительно меньшую хозяйственную ценность. Они относятся к тому же дерново-степному типу, но глубина гумусовых горизонтов в них составляет всего 15—20 см; отсутствуют уплотнения в горизонте В и признаки лугового процесса в горизонте С.

Развеивание и вторичное зарастание песков повторялись неоднократно, и с каждым разом условия почвообразования заметно ухудшались, так как в повторно перевеянных песках оставалось все меньше мелкоземистых частиц и гумуса. В связи с этим происходило дальнейшее уменьшение хозяйственной ценности земель.

Все эти процессы происходят на песках и в настоящее время. Потому на изученных нами массивах наряду со сформировавшимися глубокогумусированными песчаными почвами имеются мелкогумусированные песчаные почвы и пески, проходящие ранние стадии почвообразования, а также сыпучие пески, совсем не затронутые почвообразовательным процессом.

Описанными процессами определяется и характер растительности изученных массивов. Сравнительное изучение процессов зарастания песков дает возможность использовать растительные сообщества для индикации как стадий зарастания эродированных песков, так и этапов формирования ландшафтов на неэродированных песчаных равнинах. Для индикации используется экологический ряд сообществ, члены которого соответствуют разным стадиям указанных процессов и различаются количественными соотношениями видов, в разной степени приспособленных к жизни на рыхлых песчаных субстратах. По этому признаку мы различаем:

1. Псаммофиты первого порядка, или песчаные пионеры, приспособленные к поселению на подвижных развеянных песках.

2. Псаммофиты второго порядка, которые появляются на уже неперевеваемых песках, где начался процесс почвообразования.

3. Псаммофиты третьего порядка, свойственные сформировавшимся песчаным почвам и встречающиеся также на супесчаных.

4. Факультативные псаммофиты-эвритопы, способные жить как на песках разной степени рыхлости, так и на тяжелых почвах.

5. Гемипсаммофиты — растения, встречающиеся главным образом на супесях. Среди них различаются облигатные гемипсаммофиты, строго приуроченные к более или менее легким почвам, и факультативные, которые тяготеют к легким, но могут встречаться и на тяжелых почвах.

6. Непсаммофильные растения, свойственные зональной разнотравно-дерновиннозлаковой степи.

На первой стадии зарастания сыпучих развеянных песков появляются группировки песчаных пионеров, представленные очень изреженными травостоями с покрытием менее 20%. Раньше всего образуются группировки колосняка *Leymus racemosus* (Lam.)

Tzvel., а затем — группировки с преобладанием песчаной полыни *Oligosporus arenarius* (DC.) Poljak. и участием других псаммофитов первого порядка: песчаной гвоздики *Dianthus squarrosus* M. Bieb., льнянки душистой *Linaria odora* (Bieb.) Chav., ясменника Данилевского *Asperula danilewskiana* Basin. Реже преобладает пырей песчаный *Agropyron tanaiticum* Nevski.

Вторая стадия — изреженные сообщества уже степного типа на песках, затронутых процессом почвообразования. Их можно назвать несформировавшейся песчаной (псаммофильной) степью. Доминирует здесь псаммофит второго порядка — типчак песчаный *Festuca polesica* (Zapal.) Tzvel., и играют важную роль другие растения той же экологической группы: полукустарничек чабрец Палласа *Thymus pallasianus* H. Br. и кустарник ракитник днепровский *Chamaecytisus borysthenicus* (Grun.) Klásková. В значительном количестве встречаются песчаные пионеры: льнянка, ясменник и полынь песчаная, а также факультативные псаммофиты-эвритопы: вейник *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth и молочай Сегье *Euphorbia seguieriana* Neck. Покрытие колеблется от 20 до 40%.

Третья стадия — сформировавшаяся песчаная (псаммофильная) степь на рыхлопесчаных или слабосвязнопесчаных мелкогумусированных дерново-степных почвах. Травостой состоит из псаммофитов третьего и второго порядков, встречающихся в разных количественных соотношениях. Доминирует обычно типчак песчаный вместе с псаммофитом третьего порядка ковылем днепровским *Stipa borysthenica* Klok. Значительно реже встречаются травостои с преобладанием житняка Лавренко *Agropyron lavrenkoanum* Procud. В составе разнотравья и полукустарничков господствуют псаммофиты третьего порядка: полынь Маршалла *Artemisia marschalliana* Spreng., тысячелистник желтый *Achillea micrantha* Willd., цмин *Helichrysum arenarium* (L.) Moench, скорцонера *Scorzonera ensifolia* M. Bieb., но много также чабреца Палласа и ракитника днепровского, относящихся к псаммофитам второго порядка. Значительную роль играют и факультативные псаммофиты-эвритопы — молочай Сегье, а иногда и вейник. Общее покрытие травяных ярусов составляет 50—60%. Во многих случаях имеется почти сплошной напочвенный покров из степного мха *Tortula ruralis* Erch.

Описанный вариант псаммофильной степи представляет собой заключительную стадию зарастания подвергшихся эрозии песков. Сообщества псаммофильной и гемипсаммофильной степи, соответствующие трем последующим стадиям зарастания, встречаются только на древних, никогда не подвергавшихся эрозии песках.

Четвертая стадия — псаммофильная степь с примесью непсаммофильных видов — приурочена к глубокогумусированным связнопесчаным почвам типа дерново-степных. В травостое ее наблюдается полное преобладание ковыля днепровского, к которому примешивается другой псаммофит третьего порядка — змеевка *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng. Разнотравье и полукустарники представлены псаммофитами третьего порядка — полынью Маршалла, тысячелистником желтым, цмином, лапчаткой песчаной *Potentilla arenaria* Borkh., наголоваткой васильковой *Jurinea cyanoides* Reichb., а также факультативным псаммофитом — молочаем Сегье.

В качестве примеси изредка встречаются виды, свойственные зональной разнотравно-дерновиннозлаковой степи на черноземах. К ним относятся полынок *Artemisia repens* Pall. et Willd., синеголовник полевой *Eryngium campestre* L., василек прижаточешуйчатый *Centaurea adpressa* Ledeb., подмаренник русский *Galium ruthenicum* Willd., чистец прямой *Stachys recta* L., а в условиях неглубокого залегания грунтовых вод — зверобой *Hypericum perforatum* L. Травостой значительно гуще, чем на предыдущей стадии зарастания. Покрытие составляет 60—70%.

Пятая стадия — гемипсаммофильная (полупесчаная) степь на глубокогумусированных легкосупесчаных

дерново-степных почвах. В травостое преобладает гемипсаммофит ковыль перистый *Stipa pennata* L. со значительным участием псаммофита третьего порядка — змеевки. Разнотравье и полукустарники представлены главным образом псаммофитами третьего порядка и факультативными псаммофитами, которые свойственны предыдущей стадии зарастания (полынь Маршалла, молочай Сегье, тысячелистник желтый, лапчатка песчаная). Наряду с ними значительную роль в травостое играют растения, свойственные зональной разнотравно-дерновиннозлаковой степи: полынок, синеголовник, василек прижаточешуйчатый, подмаренник русский, чистец, а также шалфей степной *Salvia nemorosa* ssp. *tesquicola* Klok. et Pobed., люцерна румынская *Medicago romanica* Prod., тысячелистник шерстистый *Achillea setacea* Waldst. et Kit. Покрытие, как и в ранее описанной псаммофильной степи на глубокогумусированных почвах, составляет 60—70%.

Шестая стадия — гемипсаммофильная типчаково-ковылково-тырсовая степь — является переходной к зональной разнотравно-дерновиннозлаковой степи водораздельных пространств. Развивается она на глубокогумусированных средне- и тяжелосупесчаных дерново-степных почвах.

Доминанты этой степи представлены факультативным гемипсаммофитом — ковылем тырса *Stipa capillata* L. и непсаммофильными растениями — ковылем Лессинга *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. и типчаком *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin. Среди разнотравья преобладают перечисленные выше виды, свойственные зональной степи, но в значительном количестве имеются и более или менее псаммофильные виды: полынь Маршалла, молочай Сегье, тысячелистник желтый, цмин.

Таким образом, первые три члена ряда, а именно группировки песчаных пионеров и два варианта песчаной степи (песчанотипчаковая с участием пионерных растений и песчанотипчаково-днепровскоковыльная), свойственны только эродированным пескам и индицируют стадии их зарастания. Последние три члена ряда — днепровскоковыльная песчаная степь и два варианта гемипсаммофильной степи — перистоковыльная и типчаково-ковылково-тырсовая — развиваются только на не подвергавшихся эрозии почвах песчаных равнин и характеризуют возраст этих равнин. Каждый член ряда строго приурочен к определенным почвам — от ранних стадий почвообразования на сыпучих песках до глубокогумусированных тяжелосупесчаных почв дерново-степного типа.

Границу между эродированными и неэродированными песками индицируют третья и четвертая стадии зарастания. Третьей стадией заканчивается процесс зарастания эродированных песков, а четвертая является самой ранней из тех, что встречаются в настоящее время на древних неэродированных песках (см. таблицу).

Для индикации стадий формирования ландшафта могут быть использованы не только сохранившаяся целинная растительность, но и производные группировки, возникающие на сбоях и залежах. В полупесчаной степи на сбоях разрастаются нехворощь *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit., зубровка *Hierochloë stepporum* P. Smirn. и полынок, сохраняются змеевка и представители псаммофильного разнотравья. В песчаной степи на глубокогумусированных песчаных почвах на сбоях доминируют молочай Сегье, полынь Маршалла и лапчатка песчаная, разрастаются однолетники: прутняк песчаный *Kochia arenaria* Roth и подорожник песчаный *Plantago indica* L.

В степи на мелкогумусированных почвах доминантом становится чабрец Палласа и разрастается однолетник — рожь ломкая *Secale sylvestre* Host.

По составу растительных сообществ, соответствующих ранним стадиям почвообразовательного процесса, нередко можно судить не только о почвах, имеющихся в данном месте в настоящее время, но и о тех, которые были там раньше, но подверглись эрозии. Так, группировки с преобладанием песчаной полыни свойственны только тем сыпучим пескам,

Растительность, индуцирующая стадии зарастания эродированных и неэродированных песков на надпойменных террасах Среднего и Нижнего Дона и его притоков

Стадии зарастания	Элементы ландшафта		Стадии почвообразовательного процесса
	растительность	рельеф	
	Эродированные пески		
I	Группировки песчаных пионеров (*Leymus racemosus, Oligosporus arenarius*)	Бугристый. Вершины и котловины выдувания	Сыпучие развеянные пески
II	Несформировавшаяся песчанотипчаковая степь (*Festuca polesica, Thymus pallasianus, Chamaecytisus borysthenicus*)	Бугристый. Склоны бугров	Начальные стадии почвообразования
III	Песчанотипчаково-днепровскоковыльная степь (*Festuca polesica, Stipa borysthenica, Thymus pallasianus, Artemisia marschalliana*)	Мелкобугристый и холмистый. Склоны бугров и межбугровые понижения	Мелкогумусированные рыхло- и связнопесчаные дерново-степные почвы
	Неэродированные пески		
IV	Днепровскоковыльная степь (*Stipa borysthenica, Cleistogenes, squarrosa, Artemisia marschalliana, A. repens*)	Пологохолмистые и волнистые равнины 2-й, реже 3-й надпойменных террас	Глубокогумусированные связнопесчаные дерново-степные почвы
V	Перистоковыльная степь (*Stipa pennata, Cleistogenes squarrosa, Artemisia marschalliana, A. repens*)	Волнистые и широкоувалистые равнины 3-й, реже 4-й надпойменных террас	Глубокогумусированные легкосупесчаные дерново-степные почвы
VI	Типчаково-ковылково-тырсовая степь (*Stipa capillata, S. lessingiana, Festuca valesiaca, Artemisia repens, A. marschalliana*)	Волнистые равнины 4-й террасы и склоны водоразделов	Глубокогумусированные средне- и тяжелосупесчаные дерново-степные почвы

которые появились в результате развеивания мелкогумусированных рыхлопесчаных почв, но они никогда не появляются на продуктах развеивания супесчаных почв. Колосняковые группировки образуются при развеивании всех рассмотренных почв, вплоть до супесчаных, но в последнем случае наряду с колосняком встречаются не пионерные растения, а нехворощь, зубровка и даже полынок. Таким образом, по составу растительных сообществ можно определить, подвергся ли данный участок песков эрозии один раз или эрозия является повторной.

ЛИТЕРАТУРА

Гаель А. Г. (1928). Пески нижнего Дона. Цимлянско-Донской и Романовский песчаные массивы, их естественно-исторические условия и пути хозяйственного использования. Тр. по лесн. опытн. делу, 4. — Гаель А. Г. (1929). Руководство к исследованию песков. — Гаель А. Г. (1932). Пески Верхнего Дона. Изв. ВГО, 4. — Гаель А. Г. (1934). К вопросу о генезисе и эволюции песков СССР. Тр. I Всес. географ. съезда, 3. — Гаель А. Г., А. А. Трушковский. (1962). Возраст и классификация почв на эоловых песках степной зоны. Изв. АН СССР, сер. географ., 4. — Гожев А. Д. (1929). Типы песков области Среднего Дона и их хозяйственное использование. Тр. по лесн. опытн. делу, 3. — Горбачев Б. Н. (1967). Естественные сенокосы и пастбища Ростовской области. — Горбачев Б. Н. (1974). Растительность и естественные кормовые угодья Ростовской области. — Зозулин Г. М. (1963). Естественные леса Доно-Цимлянского массива. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 3. — Луценко А. И. (1971). Экологические ряды травянистой растительности на Доно-Цимлянских песках. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1. — Новопокровский И. В. (1915). Растительность войсковых песчаных лесничеств в Донской области. Изв. Бот. сада, XV, 1. — Полынов Б. Б. (1926). Пески Донской области, их почвы и ландшафты. Тр. Почвен. института им. В. В. Докучаева, I и II. — Сукачев В. Н. (1902). Ботанико-гео-

графические исследования в Донской области летом 1902 г. Тр. Имп. СПб. общ. естествоиспыт., XXXIV. — Флеров А. Ф. (1935). Растительный покров. В кн.: Доно-Цимлянский песчаный массив, ч. I. Тр. Донской опытн. станции по виноградарству и виноделию, т. 3.

Ростовский-на-Дону государственный университет,
Ворошиловградский государственный педагогический институт.

Получено 11 X 1976.

УДК 581.9 (571.65)

А. П. Хохряков

ДОПОЛНЕНИЯ И ИЗМЕНЕНИЯ К ФЛОРЕ ЮЖНОЙ ЧАСТИ МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

A. P. KHOKHRYAKOV. SUPPLEMENTS AND CHANGES FOR THE FLORA OF THE SOUTHERN PART OF MAGADAN REGION

Приводятся сведения о распространении в южной части Магаданской области около 250 редких видов растений, в том числе более 50 новых для нее. Для большей части их указаны все известные на этой территории местонахождения.

Недавно я опубликовал список из 1037 видов высших сосудистых растений южной части Магаданской обл. (Хохряков, 1976). Этот список — результат исследований лаборатории ботаники Института биологических проблем Севера с 1970 вплоть до 1975 г. Однако объем публикации не позволил дать сведения о точных местонахождениях видов на территории области, что особенно важно для редких, новых и вообще интересных в каком-либо отношении видов. В этой статье я сообщаю о дальнейших находках подобных видов, сделанных в течение 1975 и 1976 гг., а также выявленных при критической обработке ранее собранного материала.

В приводимом ниже списке буквой Н обозначены новые для Магаданской области виды, если они не были указаны в более ранних публикациях, хотя бы и под ошибочными названиями (такие названия приводятся в скобках); G — вид более или менее обычный, но найденный в месте, далеко отстоящем от основной области распространения; М — для вида перечислены все его известные местонахождения на территории области. Переопределения связаны главным образом с описанием новых видов различными авторами.

В 1975—1976 гг. были обследованы следующие пункты.

В окрестностях г. Магадана: гора Марчекан и п-ов Старицкого (1), поселки Ола, Бароборка и Гадля (2), пос. Атарган и мыс Харбис (3), пос. Снежная Долина и верховья р. Оксы (4), о. Завьялова (5), о. Недоразумения (6). Из исследованных ранее упомянуты пункты: пос. Талон (7), бухта Шельтинга (8), северный берег залива Одян (9), п-ов Кони (10), низовья р. Ямы (11).

В долине и бассейне р. Колымы исследованы окрестности пос. Кулу и метеостанции «Стоковое» (12 — сборы Ю. Б. Королева), пос. Хениканджа (12а), г. Сусуман (13 — сборы Т. Давидович), пос. Чигичинах и пос. Оротук (14 — сборы Г. Н. Егоровой), пос. Мой-Урустах — к югу от горного массива Абориген (15 — сборы Л. С. Благодатских и В. Звезденко), пос. Усть-Среднекан (16), прииск Лазо, 50 км от пос. Сеймчан вверх по р. Сеймчан (17), пос. Эльген-Угольный (18), урочища «Замковое» и «Аронгаз» в 70 км от Сеймчана ниже по Колыме (19 — сборы М. Т. Мазуренко и А. Н. Беркутенко), пос. Сеймчан (20), ручей Огненный на Колымско-Балыгычанском водоразделе (21 — сборы М. Т. Мазуренко), Балыгычан, Коркодон — поселки при устьях одноименных рек (22 и 23 — сборы

СПИСОК НОВЫХ И РЕДКИХ ВИДОВ ДЛЯ ЮЖНОЙ ЧАСТИ МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Вид	Местонахождение
Woodsia glabella R. Br.	33
Botrychium lanceolatum Angstr.	5
Triglochin palustre L.	33
M *Sparganium angustifolium* Michx.	20
M *S. minimum* Wallr.	20
M *Potamogeton friesii* Rupr.	20
M *P. natans* L.	20
M *P. perfoliatus* L.	20, 35, 40
M *P. pusillus* L.	20, 27, 35
M *P. sibiricus* A. Benn.	20, 22
Alopecurus alpinus Smith	4
M *Agrostis jacutica* Schischk.	20, 26
M *Deschampsia borealis* (Trautv.) Roshev.	26, 33, 42
H *Trisetum litorale* (Rupr.) Khokhr. stat. nov.*	33
M *Helictotrichon krylovii* (N. Pavlov) Henr.	40
M *Pleuropogon sabinii* R. Br.	29, 30, 33, 35, 39
G *Poa malacantha* Kom.	18, 30, 33
G *P. paucispicula* Scribn. et Merr.	5, 33
H *P. pseudoabbreviata* Roshev.	30
H *P. radulaeformis* Prob.	27, 27a (определила Н. С. Пробатова)
H *Glyceria alnasteretum* Kom.	5
M *Phippsia algida* (Soland.) R. Br.	33, 41, 45
M *Asperella sibirica* Trautv.	25
H *Lolium multiflorum* Lam.	13
M *Hordeum* sp. (*Aneurolepidium* sp.)	20, 27a (определил Н. Н. Цвелев)
M *Eleocharis acicularis* (L). Roem. et Schult.	13, 20, 26
H *E. svensonii* Zins. (*E. acicularis*)	7, 35
H *E. kamtschaticus* (C. A. Mey.) Kom.	2, 43
G *Trichophorum caespitosum* (L.) Hatrm.	30
M *T. uniflorum* (Trautv.) Karav.	25, 26
Carex amgunensis Fr. Schmidt	17, 35—38
M *C. atrofusca* Schk.	25, 26, 27, 33, 41
M *G. bicolor* Bell.	25, 33
M *C. diandra* Schrank	20, 35
M *C. duriuscula* C. A. Mey.	20, 36, 38
M *C. glacialis* Makenz.	19, 25—27a, 33, 40, 42
M *C. kabanovii* V. Krecz.	1, 5
M *C. ktausipali* Meinsh.	1, 5
C. ledebouriana C. A. Mey.	12a, 33, 43a
H *C. maritima* Gunn.	33
M *C. malyschevii* Egorova (*C. arnelii* Chr.)	17, 26, 33 (определила Т. В. Егорова)
M *C. microglochin* Wahlb. (*C. pauciflora* Ligth.)	27
M *C. petricosa* Dew.	25, 26, 33
M *C. redowskiana* C. A. Mey.	26, 33, 42
C. scirpoidea Michx.	30, 33
G *C. sordida* Cham.	34—40
H *C. spaniocarpa* Steud.	33, 35
C. trautvetteriana Kom.	17, 19, 25
Juncus arcticus Willd.	33
M *J. albescens* Fernald	25—27
M *Luzula pallescens* Bess.	20
L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil.	5, 33, 41, 45
L. unalaschkensis (Buch.) V. Vassil.	41, 44
L. wahlenbergii Rupr.	33, 43a, 45
M *Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers.	25, 26, 30, 33, 42
M *Zygadenus sibiricus* (L.) A. Gray	17, 19, 25—27
Majanthemum dilatatum (Howell.) Nels. et Macbr.	5, 7, 8, 10, 11
M *Streptopus amplexifolius* (L.) DC.	5, 10
M *Lemna minor* L.	23
M *Commelina communis* L.	7, 13
M *Cypripedium guttatum* Sw.	23, 29
H *Listera cordata* (L.) R. Br.	5
Coeloglossum viride (L.) Hartm.	33

* *Trisetum sibiricum* Rupr. var. *litorale* Rupr. 1845, Beitr. Pflanzenk. Russ. Reich. 2, p. 65.

Вид	Местонахождение
H *Microstylis monophyllos* (L.) Lindl.	5
Salix abscondida Laksch.	1
M *S. berberifolia* Pall.	19, 25—27, 33
M *S. darpirensis* Jurtz. et Khokhr.	19, 25, 26
S. erythrocarpa Kom.	1, 5
S. phlebophylla Anderss.	30, 33, 40
M *S. recurvigemmis* A. Skvortz.	17, 19, 25—27, 33, 41, 45
M *S. rotundifolia* Trautv.	12a, 33, 42
H *Rumex gmelinii* Turcz.	1, 4, 7
R. graminifolius Lamb.	39
H *R. kamtschadalus* Kom.	45
M *R. montanus* Desf.	1, 3, 33
M *R. pseudoxyria* (Tolm.) Khokhr. stat. nov.**	33, 45
M *Polygonum ajanense* Grig.	1, 5, 6
H *P. attenuatum* V. Petr.	4
H. *P. gracilius* Ledeb.	20
H *P. liaotungense* Kitag.	43
H *P. subauriculatum* V. Petr.	3
Stellaria crassifolia L.	35, 40
H *S. dahurica* Willd.	40
S. edwardsii R. Br.	33
M *S. palustris* Ehrh.	27a, 29, 30, 35, 40
M *S. peduncularis* Bunge	26, 36
G *S. radians* L.	24
G *S. sibirica* (Regel et Til.) Schischk.	15
G *S. umbellata* Turcz.	33
M *Cerastium arvense* L.	2, 3, 9, 34—40
M *C. jenisejense* Hult.	33, 37, 45
M *Minuartia obtusiloba* (Rydb.) House	21, 30
M. stricta (Sw.) Hieron	26, 33, 45
M *Agrostemma githago* L.	13
H *Silene acaulis* L.	33
M *Lychnis affinis* E. Vahl	41—43a
M *L. macrosperma* (Pors.) J. P. Anders.	33, 42
L. sibirica L.	35, 36, 38, 40
H *L. taylorae* Robins.***	Широко распространен
M *L. violascens* (Tolm.) Khokhr. comb. nov.****	25, 33
M *Gypsophila sambukii* Schischk.	19, 25—27
M *Caltha violaceae* Khokhr.	30, 33, 35, 41, 42, 43a
M *Hegemone chartosepala* (Schipcz.) Khokhr.	17, 25, 33, 37, 41, 42
M *Delphinium cheilanthum* Fisch.	17, 19, 22, 23, 25
D. middendorfii Trautv.	33, 37 (определил Б. А. Юрцев)
Anemone sylvestris L. s. l.	40
Leptopyrum fumarioides (L.) Rchb.	20
M *Batrachium kaufmannii* V. Krecz.	2, 7
M *Ranunculus jacuticus* Ovcz.	25
M *Halerpestes salsuginosa* (Pall.) Greene	43
M *Thalictrum simplex* L.	4
T. foetidum L.	34—40
H *Papaver angustifolium* Tolm.	30
M *P. czerskii* Jurtz. sp. n. (*P. stubendorfii* Tolm.)	17, 25—27
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky	33
H *P. nudicaule* L. s. str.	34—40
H *Papaver* sp. (белоцветковый)	33
M *Sisymbrium polymorphum* (Murr.) Roth	23
Eutrema edwardsii R. Br.	30, 33
Cardamine conferta Jurtz.	33 (имеет переходы к *C. microphylla*)
M *C. microphylla* Adams	17, 26
M *Camelina glabrata* (DC.) Fisch.	20
M *Draba juvenilis* Kom.	33, 41, 42
D. fladnizensis Wulf	33
D. parvisiliquosa Tolm.	33, 36, 40
D. pilosa DC.	33, 41, 42, 43a, 45
Alyssum biovulatum N. Busch	34—40

** *Rumex acetosa* L. ssp. *pseudoxyria* Tolm. 1966, Арктическая флора СССР, 5, с. 152.
*** Syn.: *Melandrium tenellum* Tolm.
**** *Gastrolychnis violascens* Tolm. 1971, Арктическая флора СССР, 6. с. 115.

Вид	Местонахождение
G *Ermania parryoides* Cham. ex Botsch.	3, 33, 36, 40
H *Smelowskia alba* (Pall.) Regel	34, 37
M *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Trotzk.	13—15, 20
M *Lesquerella arctica* (Wormsk.) Wats.	25—27
M *Braya aenea* Bunge	25—27
M *Torularia humalis* (C. A. Mey.) O. Schulz	25, 27a
M *Sedum aizoon* L.	22, 23
H *S. maximum* L.	20
H *Rhodiola atripurpurea* L.	1, 3, 5, 8, 10, 44
G *Orostachys spinosa* (DC.) Fisch.	34
H *Saxifraga anadyrensis* Los.	19, 21, 30, 34—41
M *S. bracteata* D. Don	2, 5, 10
M *S. caespitosa* L.	26, 33, 42, 45
H *S. eschscholtzii* Sternb.	33
H *S. kolymensis* Khokhr. sp. n.	12, 17, 19, 25, 26, 30, 36, 39
H *S. omolojensis* Khokhr. sp. n.	33, 41
M *S. oppositifolia* L.	12, 33, 42
H *S. pseudoajanica* Khokhr. sp. n.	25—27
M *Parnassia kotzebuei* Cham. et Schlecht.	33, 41, 43a
H *Chrysosplenium rimosum* Kom.	5
M *Ch. wrightii* Fr. et Sav.	30
H *Ribes procumbens* Pall.	23
M *Spiraea media* Fr. Schmidt	27a, 34, 36, 37, 39, 40
M *S. betulifolia* Pall.	1, 7
H *S. sericea* Turcz.	16, 17, 20, 22, 23, 36
H *Potentilla anachoretica* Sojak s. l. (*P. multifida* auct.)	19, 22, 23, 27, 33, 36, 38, 40
H *P. canescens* L.	1
M *P. multifida* L.	2
P. tanacetifolia Willd.	34, 36, 38
H *P. vahliana* Lehm.	25, 26, 33
H *Sieversia pentapetala* (L.) Greene	5
Dryas incisa Juz.	30, 33
M *Medicago sativa* L.	1
M *Trifolium campestre* Schreb.	1
M *T. hybridum* L.	1
H *T. medium* L.	1
M *Astragalus inopinatus* Boriss.	27, 40
M *A. fruticosus* Pall.	22, 23
A. oroboides Hornem.	32, 33
H *A. secundus* DC.	3
A. umbellatus Bunge	15, 18, 33
M *A. vallicola* Gontsch. s. l.	1, 3, 9
M *Oxytropis adamsiana* (Trautv.) Jurtz.	25, 33
M. *O. deflexa* DC.	13, 20, 27a, 33, 43a
G *O. dorogostajskii* Kuzen.	33, 40
H *O. schmorgunoviae* Jurtz. sp. n.	36, 40
M *O. semiglobosa* Jurtz.	25—27, 33
M *O. vassilczenkoi* Jurtz.	30, 33, 41
M *Erodium cicutarium* (L.) L'Her.	2
M *Malva rotundifolia* L.	2
M *Linum komarovii* Juz.	14, 15, 23, 27a
H *Callitriche autumnalis* L.	35
G *Impatiens noli-tangere* L.	40
Viola mauritii Tepl.	37
M *Myriophyllum verticillatum* L.	20, 35
M *Bupleurum americanum* Coult. et Rose	9, 38
H *Cnidium* sp. (aff. *C. olaense* Pav. et Gorovoi)	5
M *Angelica gmelinii* (DC.) M. Pim.	43, 44
Pyrola minor L.	5, 33
M *Cassiope lycopodioides* (Pall.) D. Don	1, 4, 5
M *Primula borealis* Duby	33, 45
P. fauriei Franch.	3
M *P. sibirica* Jaq.	25, 26
Androsace capitata Willd.	30, 33, 40
A. gorodkovii Karav. et Ovcz.	19
G *Trientalis europaea* L.	40
M *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Rchb.	7, 20, 35, 40

Вид	Местонахождение
Gentiana acuta Michx.	35
G. nutans Bunge	33
M *Convolvulus arvensis* L.	13
M *Phlox sibirica* L.	20, 22, 23, 38, 40
M *Polemonium parviflorum* Tolm.	19, 23
M *Eritrichium sericeum* (Lam). DC.	19—23, 34—40
H *E. chamissonis* DC.	33
M *E. jacuticum* M. Pop.	19, 20, 23
M *Lappula deflexa* Willd.	19, 44
H *Thymus indigirkensis* Karav.	1, 15
H *T. flexilis* Klok.	32
M *Scutellaria regeliana* Nakai	20
Limosella aquatica L.	35
M *Veronica incana* L.	19, 20, 22, 23, 34, 36—38, 40
H *Castilleja caudata* Pennel	25, 36—38, 40
H *C. pavlovii* Rebr.	25, 26, 33, 35
M *C. pallida* L. (*C. hyparctica* Rebr.)	19—23
M *C. tenella* Rebr. (*C. elegans* Malte)	25—27, 36
M *Lagotis glauca* Caertn.	1, 5, 33
M *Pedicularis adunca* Bieb.	43
H *P. macrodonta* Richards. (*P. adunca*)	27a, 28, 40
M *P. ochotensis* Khokhr.	1, 5, 8
M *P. venusta* Schang.	34, 40
Utricularia intermedia Hayne	35, 36, 40
M *U. minor* L.	27, 35
M *U. vulgaris* L.	20, 35, 40
M *Galium dahuricum* Turcz.	7, 27, 35—40
G. trifidum L. s. l.	32, 33, 35, 39, 40
M *Campanula dasyantha* Bieb.	19, 25—27
M *C. lasiocarpa* Cham.	4, 5, 10
M *C. turczaninovii* Fed.	25, 27, 27a
M *C. uniflora* L.	33, 45, 46
G *Astrocodon kruhseanus* (Fisch.) Fed.	15
H *Erigeron tilingii* Worosch.	33, 35
M *E. humilis* Graham	33, 41
H *Antennaria dioiciformis* Kom.	33
M *A. villifera* Boriss.	25, 26
Leontopodium kurilense Takeda	25, 27 (определил В. И. Грубов)
M *Dendranthema mongolicum* (Ling.) Tzvel.	20—27a, 33, 40, 42
H *D. sibirica* (Fisch.) Tzvel.	36
H *D. xeromorphica* Khokhr.	19, 25, 26, 33
M *Tanacetum vulgare* L.	20, 24, 35, 37, 38
M *Artemisia dracunculiformis* Krasch.	40
M *A. frigida* Willd.	19—23, 31, 34, 36—40
M *A. jacutica* Drob.	20
A. laciniata Willd.	19, 36, 38, 40
M *A. sieversiana* Willd.	1
M *A. vulgaris* L.	1
M *Centaurea cyanus* L.	20
M *Senecio frigidus* Less.	33, 41
G *S. resedifolius* Less.	33
M *S. hypargyrea* Lipsch.	25
M *S. schanginiana* (Willd.) Fisch.	3, 19, 34, 40
H *Saussurea* sp. (одноголовчатая)	25, 26
Taraxacum alaskanum Rydb.	33
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	33, 40
C. tenuifolia Willd.	5

А. Н. Беркутенко), верховья р. Поповки при впадении в нее р. Буксунды (24), верхнее и среднее течение р. Субкандьи, левый приток Ясачной в верхнем течении (25). Из ранее посещенных пунктов упомянуты озеро Дарпир (26), пос. Известковый в долине р. Таскан (27), поселки Усть-Таскан и Эльген (27а), Аян-Юрях (28) и Делянкир (29 — бассейн р. Неры).

В бассейне р. Омолона исследовались пос. Кедон на р. Тик в верховьях р. Кедон (30), агробаза «Кегали» (31), среднее течение р. Молонгды (32), среднее течение р. Авланди (правый приток Кегалей) при впадении в нее

рек Правые и Левые Имляки (33), урочище «Щукариное» в 30 км ниже пос. Омолон по р. Омолон (34), окрестности пос. Омолон (35), устье р. Кедона (36), урочище «Айнаны» и устье р. Петиковенды (37), метеостанция «Усть-Олой» в 15 км ниже устья р. Олоя (38), пос. Уляшка на р. Олой (39 — сборы Г. Л. Антроповой), окрестности зоологического стационара на р. Омолон в 70 км выше устья р. Олоя (40). В прошлые годы посещались верховья правых притоков р. Омолон Большой Авланди (41), Правой Харанджи (42), а также прилежащая часть охотского побережья: пос. Северо-Эвенск (43), Гарманда (43а), Таватум (44).

Кроме того, в тексте упоминается Ольское плато (45) и верховья р. Ямы (46).

ЛИТЕРАТУРА

Хохряков А. П. Материалы к флоре южной части Магаданской области. В кн.: Флора и растительность Магаданской области. Владивосток.

Институт биологических проблем
Севера ДВНЦ АН СССР.
Магадан.

Получено 22 XII 1976.

УДК 581.84 : 582.998

Д. И. Нинова

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВАСИЛЬКОВ БОЛГАРИИ

II. ЛИСТ, СТЕБЕЛЬ, ЛИСТОВОЙ СЛЕД

D. I. NINOVA. COMPARATIVE-ANATOMICAL STUDY OF *CENTAUREA* SPP. IN BULGARIA. II LEAF, STEM, LEAF SCAR

Ранее нами сообщалось о таксономическом значении признаков эпидермы листа и устьичного аппарата представителей рода *Centaurea* L., произрастающих в Болгарии. Продолжением исследования является настоящее сообщение, где дается анатомический анализ основных признаков надземной части растения. Корневая система пока не рассматривается главным образом в связи с техническими трудностями получения необходимого материала. Места сборов исследованных видов приведены в первом сообщении (Нинова, 1973).

Лист

Анатомическое исследование васильков Болгарии показало, что их листья очень пластичны и чутко реагируют на влияние внешних условий, тем не менее удалось выявить комплексы признаков, характеризующие отдельные секции рода. Так, например, слабое развитие палисадной ткани (низкий процент палисадности) и сильное развитие губчатой ткани с крупными межклетниками присущи представителям секций *Jacea* и *Centaurium*, у которых листья дорзовентральные, в то время как секцию *Acrocentron* характеризует значительное развитие механических тканей (высокий механический индекс) в сочетании с высоким процентом палисадности и низким процентом губчатой ткани. Строение листовой пластинки видов секций *Acrolophus* и *Acrocentron* очень сходно с той лишь разницей, что в секции *Acrolophus* наблюдается низкий механический индекс.

Колленхиматизация паренхимы около среднего проводящего пучка у *Centaurea marschalliana* (секция *Psephellus*) позволяет индивидуализировать вид и секцию и, следовательно, имеет таксономическое значение.

Особого внимания заслуживают известная гетерогенность в секциях *Cyanus* и *Jacea*, а также некоторые отклонения от типичных для секции признаков у отдельных видов, что позволяет провести внутрисекционное

деление и наводит на мысль о необходимости пересмотра состава некоторых таксонов.

Большое таксономическое значение листового черешка обусловлено его относительной структурной стабильностью, что в настоящее время признается большинством анатомов-систематиков (Baillaud, 1954; Hruby, 1955; Черепакова, 1956; Tamura, 1963; Зубкова, 1965; Туманян, 1965, и др.). Используемые признаки чаще всего относятся к сфере проводящей системы, но иногда — и механическим тканям, форме поперечного сечения и др.

В проведенном исследовании большое таксономическое значение придавалось таким постоянным структурным особенностям черешка, как расположение нескольких проводящих пучков адаксиально по отношению к фибровазальным дугам (секция *Centaurium*), а также наличие склереид в основании черешка у *Centaurea thracica* (секция *Microlophus*). Общее число проводящих пучков, и особенно мелких, которые проходят среди крупных, лишь частично определяет деление рода на секции. Мощность механических тканей выражается через суммарный индекс, который, кроме наличия склеренхимы и колленхимы, включает также и склереиды. Большой механический суммарный индекс характеризует секции *Acrocentron*, *Microlophus* и *Centaurium*, у которых вокруг пучков образуется сплошное склеренхимное кольцо.

Характерный для сем. *Asteraceae* дуговидный тип поперечного среза наблюдается и у представителей рода *Centaurea* в нескольких вариантах: длиннодуговидный типичен для базального сечения черешка у всех видов секции *Acrocentron*, короткодуговидный присущ видам секции *Acrocentron* в средней части листового черешка, а также встречается в секции *Jacea*, у *C. marschalliana* и *C. thracica*; треугольный характерен для *C. napulifera*; кольчатый типичен для видов секции *Acrolophus*; крыловидный встречается у представителей секции *Jacea* и в апикальных участках черешка у значительной части остальных видов.

Число внелубяных секреторных каналов мало варьирует и, следовательно, не представляет для таксономии особого интереса. У всех видов секции *Cyanus* проводящие пучки имеют только один канал, в то время как у видов секции *Acrocentron* каждый пучок сопровождается тремя или пятью секреторными каналами. В таблице приводится характеристика признаков строения листовой пластинки и черешка у изученных представителей рода.

Исследование 36 видов рода *Centaurea* флоры Болгарии показало, что анатомические признаки листовой пластинки и черешка могут быть использованы для характеристики некоторых секций, группировки видов внутри секции и даже частично — для характеристики некоторых видов.

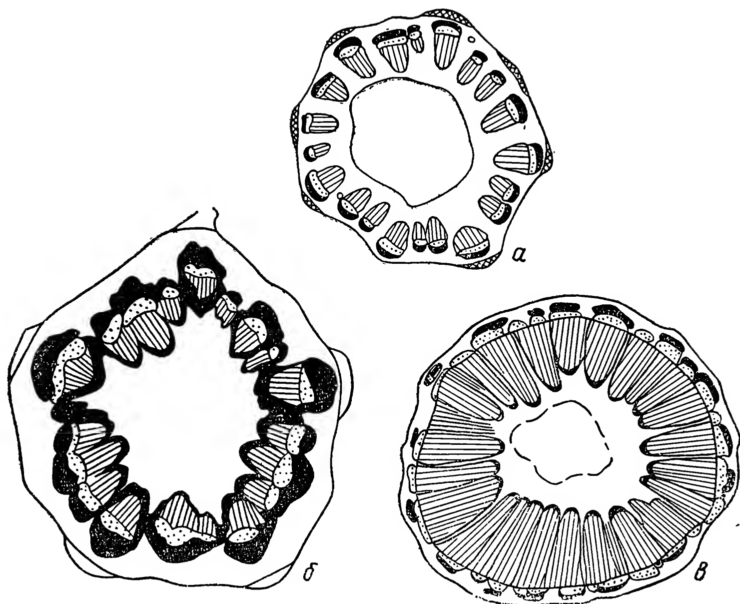
Стебель

Систематика рода *Centaurea* требует расширения сведений, в том числе и о стебле. Настоящее исследование ставит своей целью дать дополнительный материал для филогенетического обсуждения этого рода.

Сечение стебля у исследованных нами видов — чаще многогранное и варьирует до почти округлого. У некоторых видов из секции *Acrocentron* крыловидные выросты сильно изменяют форму сечения. Эпидерма однослойная и состоит из многоугольных клеток. Толщина наружных стенок эпидермы варьирует от 2.1 мкм у *C. phrygia* до 14.7 мкм у *C. rupestris*. Наиболее мощная кутикула эпидермы стебля характеризует секцию *Acrocentron* (до 14.7 мкм), а наиболее слабая кутинизация наблюдается в секции *Cyanus* (2.2—4.4 мкм). Устьица на стебле распределены неравномерно; более всего их на ассимилирующих крыловидных выростах. У подавляющего большинства видов устьица расположены на уровне эпидермальных клеток. Для ряда видов из секции *Jacea*, а также для видов *C. splendens* и *C. marschalliana* характерны приподнятые устьица. И совсем

Основные анатомические признаки строения листовой пластинки и черешка у представителей рода *Centaurea* L.

Секция	Вид	Пластинка листа: тип мезофилла	Пластинка листа: палисадная ткань, %	Пластинка листа: межклетники, %	Пластинка листа: механический индекс	Листовой черешок: число проводящих пучков	Листовой черешок: механический индекс	Листовой черешок: число секреторных каналов
Centaurium	*C. amplifolia* Boiss. et Heldr.	Дорзовентральный	22—27	31—37	5—6	24—25	5—6	3—5
Cyanus	*C. triumfettii* All.	Изолатеральный, дорзовентральный	22—27	39—46	4—5	19—21	3—4	1
	C. achtarovii Urum.	Дорзовентральный	20—24	27—31	4—5	20—21	4—5	1
	C. pseudoaxillaris Stef. et Georg	Изолатеральный	45—52	17—19	4—6	24—26	3—4	1
	C. napulifera Rochel	Дорзовентральный	23—26	28—33	2—3	7—8	2—3	1
	C. thirkei Sch.-Bip.	Дорзовентральный, изолатеральный	21—28	30—38	2—3	10—11	2—3	1
	C. depressa M. B.	Дорзовентральный	47—53	11—15	2—3	16—17	1—2	1
	C. cyanus L.	Изолатеральный	44—47	14—16	1—2	10—11	1—2	1
Acrocentron	*C. atropurpurea* W. K.	Изолатеральный, дорзовентральный	65—75	12—14	6—7	25—27	7—8	5
	C. stereophylla Bess.	Изолатеральный	55—70	11—14	6—8	13—20	7—8	5
	C. rupestris L.	То же	70—80	13—16	6—8	12—20	8—9	5
	C. scabiosa L.	Дорзовентральный	36—40	26—28	4—5	15—20	6—7	3
	C. kotschyana Heuff.	То же	45—50	14—16	5—6	16—22	7—8	3
	C. orientalis L.	Изолатеральный	70—80	11—13	4—5	12—15	7—8	3
	C. salonitana Vis.	То же	75—85	11—14	4—5	14—25	7—8	3
	C. mannagettae Podp.	» »	75—85	13—16	5—6	14—20	7—8	3
Acrolophus	*C. rutifolia* S. S.	» »	80—90	18—23	3—4	10—13	3—4	3
	C. affinis Friv.	Дорзовентральный, изолатеральный	25—60	14—16	2—3	10—14	4—5	3
	C. stoebe L.	То же	40—60	15—17	2—3	8—11	3—4	1—3
	C. arenaria M. B.	Изолатеральный	65—70	13—16	2—3	10—13	4—5	3—5
	C. inermis Vel.	То же	60—70	17—19	2—3	8—9	5—6	1
	C. gracilenta Vel.	» »	70—75	14—17	2—3	8—9	4—5	3
	C. tenuiflora DC.	» »	65—70	13—15	2—3	10—14	4—5	3
	C. diffusa Lam.	» »	70—75	15—18	1—2	8—11	5—6	3
Phalolepis	*C. splendens* L.	» »	70—75	9—12	1—2	7—10	5—6	3
Jacea	*C. jacea* L.	Дорзовентральный	15—18	21—25	1—2	12—14	2—3	3
	C. dubia Suter.	То же	20—21	30—35	2—4	7—10	2—3	3
	C. phrygia L.	» »	25—30	30—33	2—4	12—17	3—4	1
	C. nervosa Willd.	» »	30—35	36—38	3—4	8—9	3—4	1
	C. kerneriana Jka.	» »	30—35	27—36	3—4	7—8	4—5	1
	C. parilica Stoj. et Stef.	Изолатеральный	35—60	20—22	3—4	12—14	3—4	1
	C. kamciensis Koc. et Ganc.	Дорзовентральный, изолатеральный	21—47	25—30	2—3	12—13	3—4	1
Psephellus	*C. marschalliana* Spreng.	То же	45—50	23—28	3—4	9—11	3—4	1
Mesocentron	*C. solstitialis* L.	Дорзовентральный	45—50	20—24	2—3	27—29	4—5	1
	C. calcitrapa L.	Изолатеральный	50—55	20—25	2—3	22—23	5—6	3
Microlophus	*C. thracica* (Jka.) Hayek	Дорзовентральный	50—55	10—15	4—5	9—10	6—7	3—5



Внутренняя структура стебля в роде *Centaurea*.
а — дискретный тип, *б* — ложное кольцо, *в* — сплошное кольцо.

редко встречаются погруженные устьица (*C. mannagettae*, *C. stereophylla*, *C. kotschyana*, *C. diffusa*).

Внешняя часть коры обычно содержит колленхиму, которая иногда чередуется с хлоренхимой. Во всех случаях колленхима уголковая, за исключением секции *Centaurium*, где она пластинчатая и образует сплошное кольцо. Хлоренхима обычно мелкоклетная, чрезвычайно богатая хлоропластами. Некоторые виды секции *Acrolophus* и преобладающая часть секции *Acrocentron* проявляют тенденцию к увеличению палисадности. Эндодерма встречается в трех вариантах: развита слабо, развита хорошо и располагается дугами над проводящими пучками или образует кольцо около центрального цилиндра.

Коровые пучки в стеблях рода *Centaurea* давно привлекли внимание анатомов. В настоящее время они известны и для целого ряда других родов сем. *Asteraceae*. Число и величина коровых пучков у васильков варьируют. Все васильки, растущие в Болгарии, имеют схизогенные выделительные каналы, расположенные непосредственно под проводящими пучками. Количество их различно: у видов *C. kotschyana*, *C. amplifolia* и *C. thracica* максимальное количество каналов — 5; у остальных видов 3 или всего лишь 1 секреторный канал.

Организация проводящей ткани в стебле исследованных нами видов неоднородна. Иногда центральные пучки дискретны и отделяются друг от друга хорошо выраженными медуллярными лучами — дискретный тип (см. рисунок, *а*). В отдельных случаях паренхима медуллярных лучей, подвергаясь склеренхиматизации, собирает все пучки в единый круг — ложное кольцо (см. рисунок, *б*). У *C. solstitialis* отмечен третий тип организации лубодревесного комплекса, когда камбиальные дуги отдельных пучков, сливаясь между собой, образуют широкое сплошное кольцо (см. рисунок, *в*). Кроме вышеупомянутых типов, имеются еще и переходные варианты. Число центральных пучков варьирует от 11—12 у *C. marschalliana* и до 57—65 — у *C. atropurpurea*. Сердцевина состоит из крупных паренхимных клеток. Весьма интересно наличие перимедуллярных выделительных каналов в секции *Centaurium*.

Среди исследованных нами признаков стебля васильков Болгарии многие имеют несомненную таксономическую ценность. Так, например, непрерывное камбиальное и эндодермальное кольца объединяют оба вида

секции *Mesocentron* (*C. solstitialis* и *C. calcitrapa*). Заслуживают особого внимания коровые пучки, отмеченные нами в пределах секции *Cyanus*. Наличие перимедуллярных выделительных каналов и сплошного кольца гиподермы определенно характеризует секцию *Centaurium*.

Листовой след

При изучении листовых следов мы в основном руководствовались положениями, методикой и терминологией, разработанными Грависом (Gravis, 1936) и С. Ф. Завалишиной (1947, 1966). Исследовались седьмой, шестой, пятый и четвертый узлы и соответствующие междоузлия сверху вниз, при этом учитывалось не только число лакун, но также прослеживались протяженность пучков в листовом следе и скорость образования сложных пучков.

Анализ полученных данных показал некоторое разнообразие в формировании стелы. Характерный для большинства двудольных растений тип — трехлакунный, трехпучковый узел — наиболее часто встречается и у васильков Болгарии. Он типичен для большинства видов секции *Cyanus*. Средний пучок листового следа проходит у них через два междоузлия, а боковые пучки имеют меньшую протяженность — обычно только одно междоузлие. Такова же структура узла и у большей части видов секции *Acrolophus*, с той только разницей, что боковые пучки включаются в симподиальные уже во время прохождения через первое междоузлие. Трехпучковому, трехлакунному листовому следу у *C. marschalliana* (секция *Psephellus*) присуща большая протяженность медианного пучка. Многолакунный, многопучковый листовой след встречается у видов секции *Acrocentron* (например, у *C. atropurpurea*). При этом медианный пучок имеет большую протяженность и соответственно более медленно образует симподиальные пучки. Пучки следа обычно комбинируются, прежде чем войти в лакуны. Для следующего типа нодальной структуры характерно сведение лакун до трех. Пучки следа здесь также комбинируются, прежде чем войти в лакуны.

Анализ полученных нами данных показал, что можно сделать попытку идентифицировать некоторые виды и даже секции. Так, например, многопучковый, многолакунный листовой след характеризует виды секции *Acrocentron* и *Centaurium*. Трехпучковый, трехлакунный след присущ секциям *Phalolepis* и *Psephellus*. Кроме того, данные о протяженности листового следа и о скорости образования симподиальных пучков позволяют, по мнению ряда авторов (Завалишина, 1966), оценить эволюционную примитивность или совершенство. Самая большая протяженность следа характерна для медианного пучка видов из секции *Psephellus* и *Acrocentron*. Наименьшая протяженность листового следа характеризует секцию *Mesocentron*. Учитывая вышесказанное, по совокупности примитивных признаков исходным структурным типом в роде *Centaurea* следует считать секцию *Psephellus*.

В заключение автор выражает глубокую признательность А. А. Яценко-Хмелевскому за помощь и внимание, проявленные к этой работе.

ЛИТЕРАТУРА

Завалишина С. Ф. (1947). Теория листовых следов Грависа в применении к роду *Pisum*. Дисс. Л. — Завалишина С. Ф. (1966). О строении узлов у некоторых травянистых двудольных растений. Матер. по флоре и раст. СССР. — Зубкова И. Г. (1965). Анатомическое строение черешка в сем. *Vitaceae* Juss. и его таксономическое и эволюционное значение. Бот. ж., 50, 11. — Нинова Д. (1973). Сравнительно-анатомическое исследование васильков Болгарии. I. Эпидерма и устьичный аппарат. Бот. ж., 58, 9. — Туманян С. А. (1965). Строение черешка у травянистых форм семейства барбарисовых. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 58. — Черепакова Н. В. (1956). О значении анатомии черешков губоцветных для их систематики и сырьеведения. Тр. Воронеж. унив., 36. — Baillaud L. (1954). L'anatomie du petiole dans le genre *Arctium*. Intèrêt systematique signification phylogenique. Ann. sci. Univ. Besancon Bot., 2, 1. — Gravis A. (1936). Theorie des traces foliaires. Recueil de quelques travaux d'anatomie végétale executes à Liege de 1929—

1935. — H r u b y K. (1955). Anatomicke znaky pritaxinomicken hodroceni. Preslia, 27, 4. — T a m u r a M. (1963). Petiolar anatomy in the *Ranunculaceae*, 1. Structure of Proper, part of petioles. Sci. Repts. Osaka Univ., II, 1.

Пловдивский университет
им. Паисия Хилендарского,
Болгария.

Получено 30 III 1977.

УДК 582.972 : 581.3

Н. Н. Андронова

СПОРОГЕНЕЗ И РАЗВИТИЕ ГАМЕТОФИТОВ У *ASPERULA ODORATA* L. (*RUBIACEAE* JUSS., *GALIEAE* DUMORT.)

N. N. ANDRONOVA. THE SPOROGENESIS AND THE DEVELOPMENT OF GAMETOPHYTES IN *ASPERULA ODORATA* L. (*RUBIACEAE* JUSS., *GALIEAE* DUMORT.)

У *Asperula odorata* L. стенка пыльника формируется центробежно и состоит из 4 слоев клеток. Тапетум амебоидный. Мейоз проходит по симультанному типу. Тетрады микроспор обычно тетраэдрические, реже изобилатеральные или крестообразные. Зрелая пыльца двухклеточная. Семяпочки анатропные, однопокровные, тенуинуцеллятные. Нуцеллус редуцирован до 5—6 клеток. Археспорий многоклеточный. Тетрады макроспор линейные. Зародышевый мешок Polygonum-типа с сильно развитым антиподальным аппаратом. Эндосперм нуклеарный.

Авторы, обработавшие род *Asperula* для «Флоры СССР», акцентируют внимание на его значительной гетерогенности и необходимости монографической обработки всего рода в мировом масштабе (Клоков и др., 1958).

Недостаточно полно изучен этот род в эмбриологическом плане. Несколько видов *Asperula* (*A. azurea*, *A. galioides*, *A. montana*, *A. setosa*, *A. tinctoria*) с различной степенью подробности были изучены в начале века Ллойдом (Lloyd, 1902). Но в своем исследовании Ллойд не касался вопросов строения пыльника, микроспорогенеза и развития мужского гаметофита. В сводке Шюргофа (Schürhoff, 1926) приведены его собственные данные о строении зрелой пыльцы у *A. glauca* и *A. odorata*. В монографии Фагерлинда (Fagerlind, 1937) имеются сведения о женском археспории у *A. arcadiensis* и строении антипод у *A. molluginoides*. И, наконец, Е. Л. Кордюм (1973) изучила формирование семяпочки у *A. cynanchica*. Этими работами ограничиваются сведения по эмбриологии *Asperula*.

В Калининградской обл. наиболее распространенным видом этого рода является *A. odorata*, он и послужил объектом исследования.

Материал собран в мае—июне 1971 г. в окрестностях г. Калининграда и зафиксирован смесью Чемберлена. Обработка материала проведена по стандартной методике. Препараты окрашены железным гематоксилином по Гейденгайну. В обработке материала принимала участие студентка С. Н. Бурунова. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4.

Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита

В зачатке формирующегося пыльника клетки субэпидермального слоя несколько вытягиваются в радиальном направлении и увеличиваются в размерах — это клетки первичного археспория. Вскоре они делятся (рис. 1, *а*) с образованием париетального слоя и вторичного археспория. Клетки вторичного археспория претерпевают митотические деления, в результате чего увеличивается число спорогенных клеток (рис. 1, *б*). При делении клеток париетального слоя вовнутрь откладывается слой тапетума (рис. 1, *б*), а клетки внешнего образовавшегося слоя делятся и формируют средний слой и эндотеций (рис. 1, *в*).

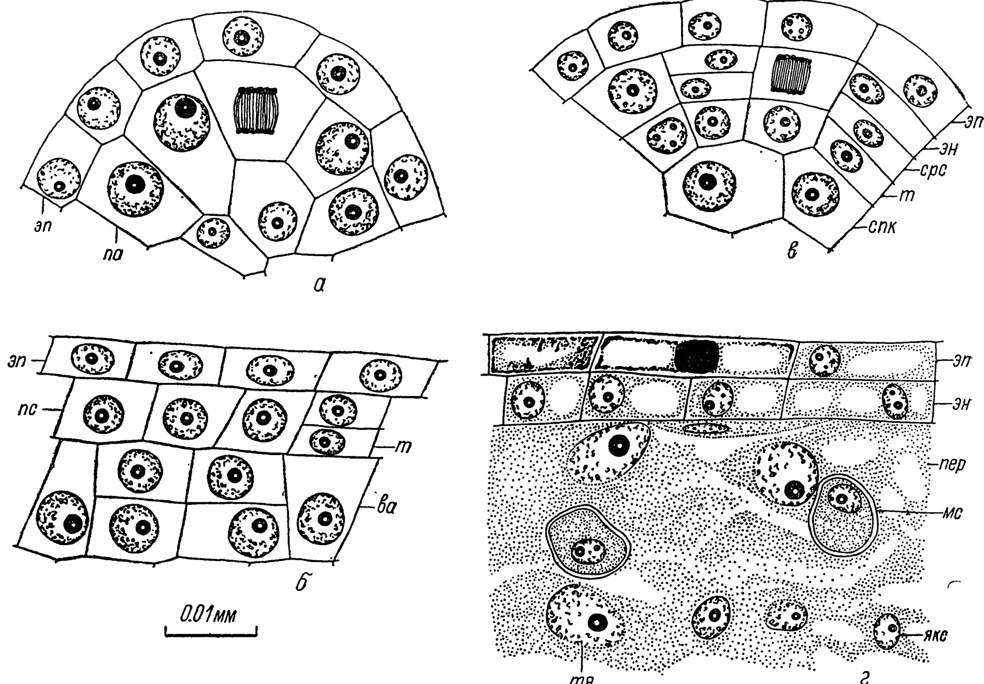


Рис. 1. Формирование стенки пыльника и строение пыльника на стадии микроспор (*а*, *в* — поперечные срезы; *б*, *г* — продольные срезы через пыльник).

эп — эпидерма, *па* — первичный археспорий, *пс* — париетальный слой, *т* — тапетум, *ва* — вторичный археспорий, *эн* — эндотеций, *срс* — средний слой, *спк* — спорогенные клетки, *пер* — периплазмодий, *мс* — микроспора, *якс* — ядро клетки связника, *тя* — тапетальное ядро.

Таким образом, стенка пыльника состоит из четырех слоев клеток: эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума; микроспорангиогенез соответствует типу I по классификации Т. Б. Батыгиной и соавторов (1963): тапетум является производным париетального слоя, стенка пыльника формируется центробежно.

Тапетум, дифференцируясь и с внутренней стороны пыльцевого гнезда, окружает микроспорангий. Микроспороциты в пыльнике расположены двумя продольными рядами. Мейоз проходит по симультанному типу (рис. 2). В это время начинается разрушение оболочек клеток тапетума.

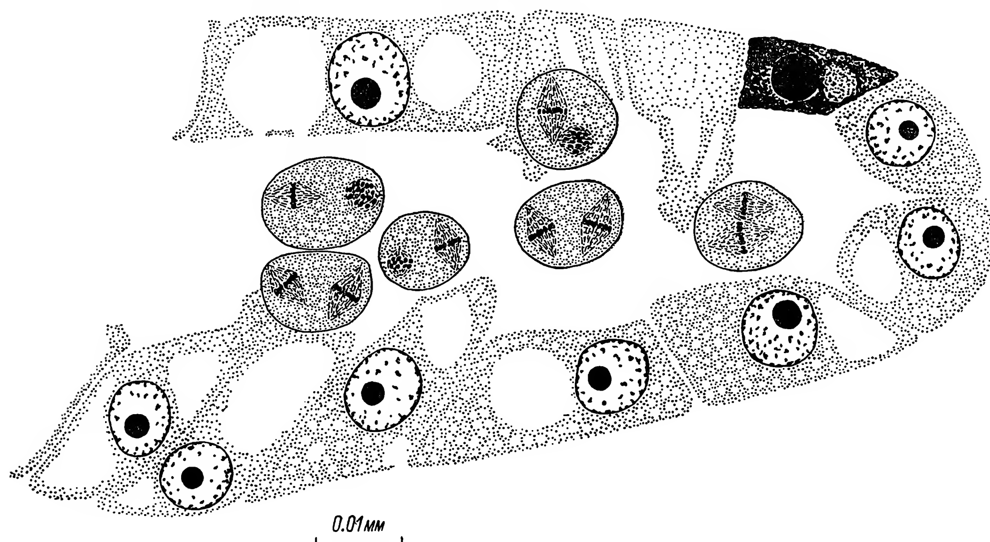


Рис. 2. Тапетум и микроспороциты на стадии второго деления мейоза.

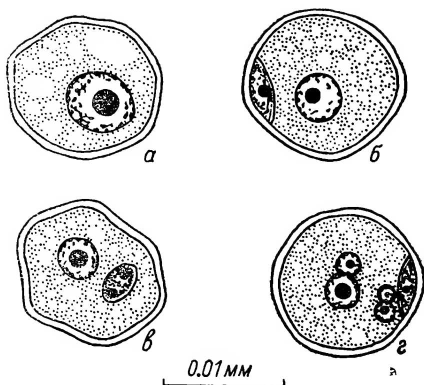


Рис. 3. Развитие мужского гаметофита (*а—г*).

Микроспоры в тетраде расположены обычно тетраэдрически, реже изобилатерально или крестообразно. При обособлении микроспор происходит разрушение среднего слоя и завершается процесс растворения оболочек тапетальных клеток, протопласты которых выпячиваются в полость микроспорангия и образуют периплазмодий. Последний, однако, не имеет вида ярко выраженного железистого образования и существует недолго. В процесс формирования периплазмодия обычно вовлекаются и клетки связника, граничащие с тапетумом, ядра которых отличаются от тапетальных меньшими размерами и слабой базипетальностью (рис. 1, *г*). В некоторых пыльниках одна или несколько тапетальных клеток очень рано, до образования периплазмодия дегенерируют на месте: вначале ядра, а затем часто и все содержимое деструктурируется и окрашивается в черный цвет (рис. 2).

Центральная часть периплазмодия быстро поглощается развивающейся пыльцой, а периферийный слой обычно разрушается и некоторое время заметен в виде темных пятен или полосок.

Таким образом, тапетум у *A. odorata*, по-видимому, находится на одной из переходных стадий между секреторным и амебоидным, хотя на данном этапе может быть определен скорее всего как амебоидный.

Микроспоры увеличиваются в размерах и сильно вакуолизируются, при этом их ядра оттесняются к периферии клетки (рис. 3, *а*), где и происходит деление с образованием небольшой генеративной и крупной вегетативной клеток (рис. 3, *б*). Вскоре генеративная клетка перемещается внутрь вегетативной (рис. 3, *в*). Иногда в процессе развития мужского гаметофита наблюдаются нарушения: образуются добавочные микроядра (рис. 3, *г*), либо разрушается генеративная клетка, на месте которой остается темноокрашенная масса.

Пыльник вскрывается двумя продольными щелями на стыках гнезд парных микроспорангиев, но перегородка между ними не разрушается. Из слоев стенки пыльника сохраняются эндотеций и местами эпидерма. Наружные стенки клеток эпидермы кутинизированы. На оболочках клеток эндотеция и слоя клеток внутренней стороны пыльцевого гнезда развиваются радиальные фиброзные утолщения. В результате микроспорангий полностью окружен фиброзным слоем, что способствует энергичному вскрыванию пыльника. Зрелая пыльца двухклеточная, ядро генеративной клетки часто двухядрышковое. По данным Шюргофа (1926), у *A. odorata* зрелая пыльца трехклеточная. Не исключено, что эти расхождения в данных обусловлены экологическими причинами.

Макроспорогенез и развитие женского гаметофита

Завязь нижняя, двухгнездная, с одной семяпочкой в каждом гнезде. Семяпочки анатропные, тенуинуцеллятные, однопокровные. В бугорке закладывающейся семяпочки под эпидермой находится однородная меристематическая ткань. Очень рано начинается формирование интегумента: с обеих сторон зачатка семяпочки периклинально делятся клетки эпидермы (рис. 4, *а—б*). Лишь несколько эпидермальных клеток на вершине семезачатка (обычно 5—6) не подвергаются делению. Эти клетки представляют собой рудиментарный остаток нуцеллуса. Зачаток семяпочки в это время уже имеет асимметричную форму.

Меристематические клетки одного-двух слоев клеток, расположенных под эпидермой, дифференцируются в археспориальные (рис. 4, *б*, *в*).

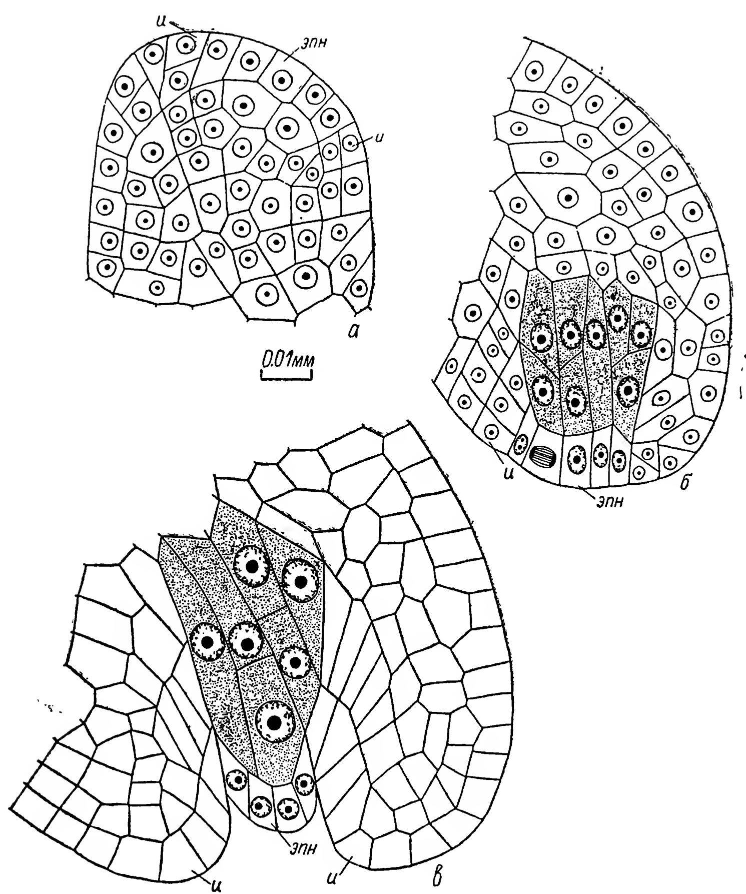


Рис. 4. Ранние стадии формирования семяпочки (*а—в*).
эпн — эпидерма нуцеллуса, *и* — интегумент.

Таким образом, археспорий формируется позже и ниже уровня заложения интегумента. По степени развития нуцеллуса и археспория *A. odorata* следует отнести к Vaillantia-типу убывающей серии нуцеллуса по классификации Фагерлинда (1937). Как исключение у *A. odorata* наблюдалось антиклинальное деление одной из клеток нуцеллярной эпидермы (на стадии сформированного многоклеточного археспория). Возможно, это явление атавизма и у предковых форм *A. odorata* нуцеллус мог быть представлен бо́льшим числом клеток.

Археспориальные клетки непосредственно превращаются в материнские клетки макроспор и приступают к редукционному делению. Тетрады макроспор линейные (рис. 5, *а*). В зародышевый мешок прорастает халазальная макроспора. Иногда в семяпочке развиваются два зародышевых мешка, которые, очевидно, формируются из макроспор разных тетрад: над одним из зародышевых мешков были заметны остатки трех дегенерирующих макроспор.

Зародышевый мешок Polygonum-типа (рис. 5). Яйцевой аппарат имеет нормальное строение. Расположение антипод треугольное или линейное. Халазальная антипода, как правило, очень длинная и, по-видимому, выполняет гаусториальную функцию. Иногда она двухъядерная, что, возможно, является лишь начальной стадией формирования многоклеточного антиподального комплекса, который у *A. odorata* образуется довольно часто (рис. 5, *г*). В некоторых случаях антиподы разрушаются после оплодотворения, хотя обычно функционируют значительно дольше. Эндосперм нуклеарного типа.

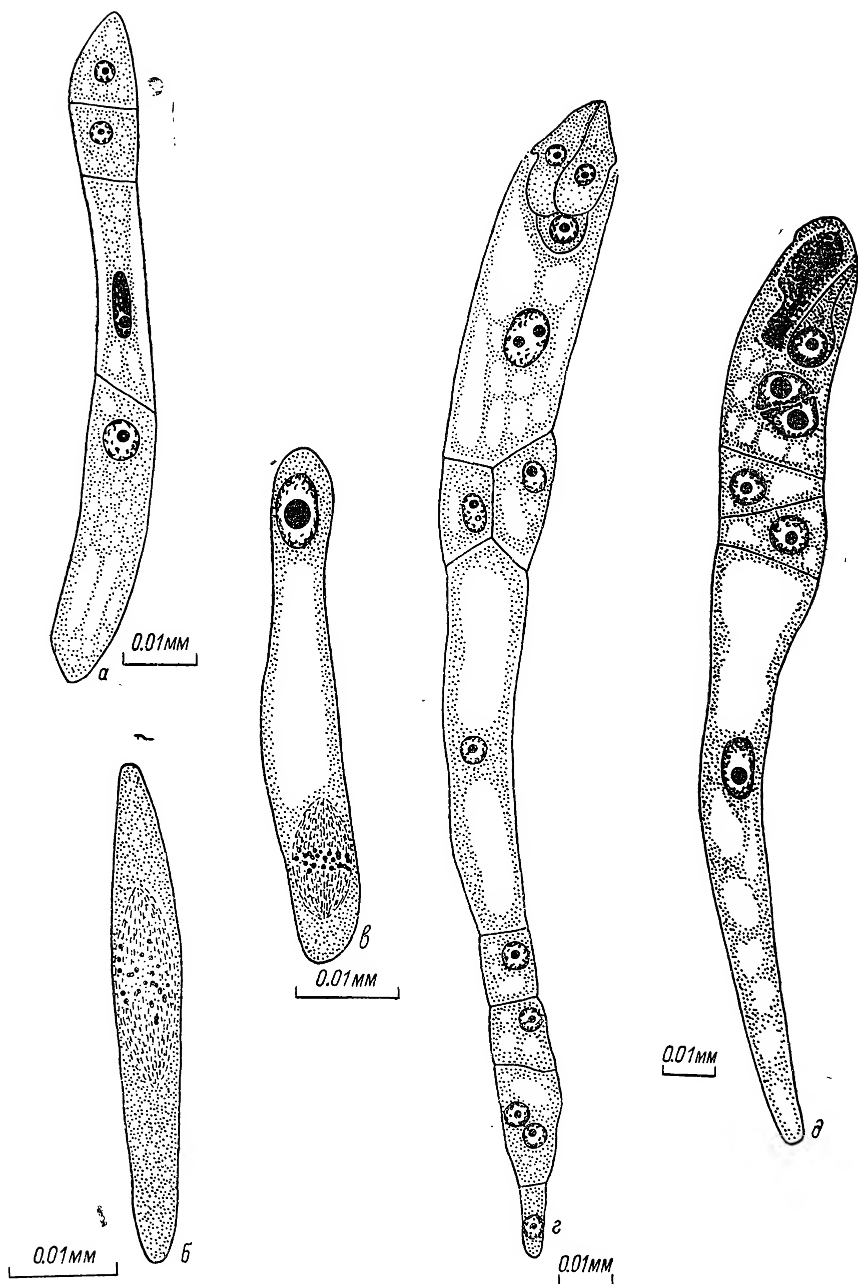


Рис. 5. Развитие зародышевого мешка.

а — тетрада макроспор, *б* — деление макроспоры при образовании двухъядерного зародышевого мешка, *в* — деление одного из ядер двухъядерного зародышевого мешка, *г* — зрелый зародышевый мешок с многоклеточным антиподальным комплексом, *д* — зародышевый мешок после оплодотворения.

Обсуждение результатов

Строение мужской генеративной сферы у *A. odorata* в целом типично для семейства. Правда, для большинства исследованных видов мареновых отмечался секреторный тип тапетума (Fagerlind, 1937; Ramam, 1954; Ganapathy, 1956, цит. по Periasamy, Parameswaran, 1965; Dublin, 1957; Farooq, 1958, 1959, 1960; Farooq, Inamuddin, 1969; Venkateswarlu, Rajeswara, 1958; Gopinath, Chennaveeraiah, 1961; Periasamy, Parameswaran, 1965; Shivaramiah, 1971; Shivaramiah, Dutt, 1964; Shivaramaiah, Sundara,

1973; S. A. Siddiqui, S. B. Siddiqui, 1968а, б; Андронова, 1972, 1973, Sundara, Shivaramaiah, Sathyananda, 1975).

И хотя Юэль (Juel, 1915, цит. по: Schürhoff, 1926 и Schnarf, 1931) наблюдал у *Galium cruciata* формирование клетками тапетума псевдоподиеобразных отростков между пыльцевыми зернами, но периплазмодий, по его данным, все же не образовывался, и клетки тапетума приобретали первоначальный вид.

Амебоидный тапетум был обнаружен лишь у *Macrosphyra longistyla* (DC.) Hook. fil. (Андронова, 1975), но по еще неопубликованным нашим данным он распространен в семействе более широко, а не в виде отдельных исключений.

Хотя строение женских генеративных структур значительно варьирует в пределах семейства, все изученные виды *Asperula* обнаруживают большое сходство: семяпочки анатропные, тенуинуцеллятные, однопокровные, нуцеллус и археспорий Vaillantia-типа, тетрады макроспор линейные, прорастает халазальная макроспора, зародышевый мешок Polygonum-типа либо с длинной гаусториальной халазальной антиподой, либо с многоклеточным антиподальным комплексом.

Более подробно следует остановиться на особенностях развития семяпочки. По Е. Л. Кордюм (1973, с. 27, 30—31), исследовавшей ранние стадии формирования семяпочки у *Asperula cynanchica*, «у видов мареновых многоклеточный археспорий формируется так же, как у зонтичных, однако в более подвинутом типе макроспорангия (II тип макроспорангия, подтип *Asperula*)».

Изучение ранних стадий развития семяпочек у *Phuopsis stylosa*, *Asperula odorata*, *A. setosa*, *Galium boreale*, *G. palustre* и *G. uliginosum* показало, что последние отличаются от зонтичных Malabaia-типа (II тип по Кордюм, 1973) рядом особенностей. При этом можно полагать, что эти особенности являются характерными для всей трибы *Galieae*, что подтверждается и данными Ллойда (1902) о развитии семяпочек у некоторых представителей этой трибы (у *Vaillantia hispida*, *Callipeltis cucullaria*, видов *Galium* — по прекрасным рисункам и описаниям автора, хотя в последних и отсутствуют сведения о временно́м соотношении развития интегумента и археспория; и, по-видимому, у исследованных им видов *Asperula*, о чем мы судим по замечанию Ллойда, что развитие семяпочек этих видов протекает так же, как у отмеченных ранее).

Отличия ранних стадий развития семяпочки у представителей *Galieae* от зонтичных Malabaia-типа следующие.

1. Зачаток семяпочки у *Galieae* состоит из наружного слоя (эпидермы) и расположенной под ним меристематической ткани, т. е. следуя теории туники и корпуса; в данном случае туника представлена лишь эпидермой — Malabaia-тип: 2 слоя туники.

2. Периклинальные деления в эпидерме, дающие начало интегументу, у *Galieae* начинаются раньше выделения археспориальных клеток и выше уровня последних (рис. 4) — Malabaia-тип: периклинальные деления наружного слоя туники начинаются ниже уровня апикальных клеток корпуса и после выделения археспориальных клеток.

3. У *Galieae* археспориальными становятся клетки одного-двух слоев, расположенных под эпидермой, — Malabaia-тип: в археспориальные дифференцируются клетки второго слоя туники.

4. У *Galieae* при заложении интегумента зачаток семяпочки уже асимметричен — Malabaia-тип: на данной стадии асимметрия зачатка семяпочки не проявляется.

5. У *Galieae* нуцеллус редуцирован до нескольких клеток эпидермы — Malabaia-тип: нуцеллус развит более значительно.

Вышеперечисленные особенности формирования семяпочки у ряда представителей *Galieae* дают основание выделить подтип Asperula в типе Malabaia (по классификации Кордюм, 1973) в отдельный Asperula-тип.

ЛИТЕРАТУРА

Андронова Н. Н. (1972). К эмбриологии *Fadogia cienkowskii* Schweinf. Бот. ж., 57, 7. — Андронова Н. Н. (1973). К эмбриологии *Octodon setosum* Hiern. (*Rubiaceae*). Бот. ж., 58, 9. — Андронова Н. Н. (1975). Спорогенез и развитие гаметофитов у *Macrosphyra longistyla* (DC.) Hook. fil. (*Rubiaceae* Juss., *Gardenieae* DC.). Бюлл. МОИП, отд. биол., 80, 2. — Батыгина Т. Б., Э. С. Терехин, Г. К. Алимова, М. С. Яковлев. (1963). Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae*. Бот. ж., 48, 8. — Клоков М. В., Е. Г. Победимова, Б. К. Шишкин. (1958). Род ясменник — *Asperula* L. В кн.: Флора СССР, 23. — Кордюм Е. Л. (1973). Особенности дифференциации и филогенетическое значение женского археспория покрытосеменных. В кн.: Эмбриология покрытосеменных растений, Кишинев. Dublin P. (1957). Biologie florale du *Coffea dewevrei* de Wild race Excelsa *A. Chevalier*. 1-er p. Microsporogenèse et étude du gametophyte male. Agron. trop., 12, 5. — Fagerlind F. (1937). Embryologische, zytologische und Bestäubungsexperimentelle Studien in der Familie *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme. Acta Horti Bergiani, 11, 9. — Farooq M. (1958). The embryology of *Oldenlandia corymbosa* Linn. J. Ind. Bot. Soc., 37, 3. — Farooq M. (1959). The embryology of *Borreria hispida* K. Schum. (=*Spermacoce hispida* Linn.) (*Rubiaceae*) — a reinvestigation. J. Ind. Bot. Soc., 38, 2. — Farooq M. (1960.) The embryology of *Galium asperifolium* Wall. J. Ind. Bot. Soc., 39, 2. — Farooq M., M. Inamuddin. (1969). The embryology of *Oldenlandia nudicaulis* Roth. J. Ind. Bot. Soc., 48, 1—2. Gopinath P. M., M. S. Chennaveeraiah. (1961). A contribution to the embryology of *Ophiorrhiza harrisiana* Heyhe. J. Karnatak. Univ. Sci. 6. — Lloyd F. E. (1902). The comparative morphology of the *Rubiaceae*. Mem. Torrey Bot. Club, 8. — Periasamy K., N. Parameswaran. (1965). A contribution to the floral morphology and embryology of *Tarenna asiatica*. Beitr. Biol. Pflanzen, 41, 1. — Ramam S. S. (1954). Gametogenesis and fertilisation of *Stephegyne parviflora*. Agra Univ. J. Res., 3, 2. — Schnarf K. (1931). Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — Schürhoff P. N. (1926). Die Zytologie der Blütenpflanzen, 11. — Shivaramiah G. (1971). A contribution to the embryology of *Anotis wightiana* Wall. Curr. Sci., 40, 22. — Shivaramaiah G., R. C. Dutt. (1964). A contribution to the embryology of *Rondeletia amoena*. Curr. Sci., 33, 9. — Shivaramiah G., R. S. Sundara. (1973). A contribution to the embryology of *Oldenlandia umbellata*. Linn. Proc. Ind. Acad. Sci., B, 77, 1. — Siddiqui S. A., S. B. Siddiqui. (1968a). Studies in the *Rubiaceae*. 1. A contribution to the embryology of *Oldenlandia dichotoma* Hook. f. Beitr. Biol. Pflanzen, 44, 3. — Siddiqui S. A., S. B. Siddiqui. (1968б). Studies in the *Rubiaceae*. II. A contribution to the embryology of *Borreria stricta* Linn. Beitr. Biol. Pflanzen, 44, 3. — Sundara R. S., G. Shivaramaiah, N. Sathyananda. (1975). Embryological studies in *Richardia scabra* Linn. Curr. Sci. (India), 44, 4. — Venkateswarlu J., R. Rajeswara. (1958). A contribution to the life history of *Rubia cordifolia* Linn. J. Ind. Bot. Soc., 37, 4.

Калининградский
государственный университет.

Получено 15 VII 1976.

УДК 581.84 : 581.45 : 58.01/.07

Л. И. Липаева

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЛИСТЬЕВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ ВЛАЖНЫХ СУБТРОПИКОВ И УМЕРЕННОГО КЛИМАТА

L. I. LIPAYEVA. ANATOMICAL COMPARISON OF LEAVES OF ARBOREAL PLANTS GROWING IN HUMID SUBTROPICAL AND TEMPERATE CLIMATE CONDITIONS

В листьях 20 видов древесных растений из Батумского ботанического сада (влажные субтропики) и 20 видов, произрастающих в Москве и Подмосковье (умеренный климат), определено число устьиц на единицу площади листа, измерена длина жилок, толщина мезофилла, палисадной и губчатой паренхимы, наружных стенок клеток эпидермы. У 5 видов, произрастающих в условиях высокой влажности, обнаружена палисадная паренхима, состоящая из конусообразных клеток. У *Acer palmatum* Thunb. из Батумского сада наблюдалось редкое для влажного климата строение листа — без губчатой паренхимы. Дана оценка приспособительного значения структурных особенностей листа растений из Батумского ботанического сада. На основании данных о строении листа *A. palmatum* высказывается гипотеза о происхождении этого вида.

Мы изучили строение листьев древесных растений, произрастающих в условиях влажных субтропиков (Закавказье — Батумский ботанический сад) и в умеренном климате (Главный ботанический сад АН СССР, Ботанический сад МГУ и Подмосковье). Район расположения Батумского ботанического сада характеризуется избыточной влажностью и высокими температурами: среднее годовое количество осадков 2531 мм, средняя относительная влажность воздуха в 13 час. за период май—сентябрь — 74%, средняя температура воздуха за те же месяцы — 19.9° С (Климат и климатические ресурсы Грузии, 1971). Соответствующие показатели в районе расположения метеорологической станции ВДНХ в Москве (непосредственно примыкающей к Главному ботаническому саду АН СССР) следующие: 607 мм, 56% и 15.2° С (Климатологический справочник СССР, 1971—1972).

В таблице приведены списки видов, листья которых мы изучали. Часть этих видов относится к местным: кроме ботанических садов, они произрастают в лесах (Деревья и кустарники Батумского ботанического сада, 1968; Флора СССР, 1936—1964); другая часть — интродуцированные. В последнем случае брали листья растений, развивающихся нормально, цветущих и плодоносящих, т. е. хорошо приспособившихся к местным условиям. Из всех исследованных видов 11 были общими для Батумского сада и Подмосковья. Остальные виды разные, но относящиеся к одним и тем же родам.

Материал и методика

Листья собирали в Батумском ботаническом саду во второй половине мая, в Подмосковье — во второй половине июня. Брали их по 5 у каждого вида по возможности с разных экземпляров, с середины однолетних побегов наружной части крон, с их южной стороны, на высоте 2—2.5 м у высоких деревьев и из средней части кустарников. Фиксировали в 75% спирту. Подсчеты устьиц и измерения длины жилок проводили обычными способами на временных препаратах кусочков листьев, просветленных в КОН. Поперечные срезы делали бритвой в середине половины листа, между средней жилкой и краем, и заключали их в глицерин-желатину. Все измерения на поперечных срезах листьев выполняли с помощью линейного окуляра-микрометра. Полученные величины переводили в микроны. Рисунки сделаны с помощью рисовальной камеры Цейсса.

Результаты

Данные подсчетов и измерений приведены в таблице. У батумских видов среднее число устьиц несколько выше, чем у подмосковных, а средняя длина жилок меньше. Вследствие этого у первых больше величина отношения числа устьиц к длине жилок. Сравним величины этих показателей у одних и тех же видов и разных видов, относящихся к одному роду, из Батумского сада и Подмосковья. У батумских видов в 12 случаях число устьиц больше, в 7 случаях меньше, и в одном случае такое же, как у подмосковных; длина жилок у батумских видов в 11 случаях меньше, в 9 больше; отношение числа устьиц к длине жилок у этих видов в 14 случаях больше, в 4 меньше и в двух такое же.

Тенденция к увеличению числа устьиц без увеличения или даже при некотором уменьшении длины жилок была обнаружена нами ранее и у древесных растений из других очень влажных мест (по сравнению с растениями из более сухих местообитаний), а именно — у 18 древесных видов из влажных тропиков, выращиваемых в оранжерее (Липаева, 1955).

Эти соотношения можно объяснить так. Транспирация в условиях высокой влажности воздуха ослабевает (Haberlandt, 1892; Лебединцева, 1926, и др.), поэтому обильное водоснабжение листа и мощная сеть жилок в этих условиях излишни. Что же касается устьичного аппарата, то его транспирационная функция снижается, но значительно возрастает его роль в газообмене листа, затрудненном во влажном воздухе. М. И. Суслова

Некоторые анатомические показатели листьев исследованных видов из Батумского ботанического сада, Москвы и Подмосковья

Вид	Число устьиц на 1 мм² площади листа	Длина жилок (в мм) на 1 см² площади листа	Отношение $\frac{\text{число устьиц}}{\text{длина жилок}}$	Толщина мезофилла, мкм	Толщина палисадной паренхимы (ТПП), мкм	Толщина губчатой паренхимы (ТГП), мкм	$\frac{\text{ТПП}}{\text{ТГП}}$	Толщина наружных стенок клеток верхней эпидермы, мкм
Батумский ботанический сад								
Carpinus betulus L.	107	673	0.16	82.8	41.0	40.3	1.0	3.5
Alnus barbata C. A. Mey.	207	803	0.26	94.7	28.1	66.6	0.4	2.4
Betula lutea Micheli f.	200	820	0.24	103.0	42.5	60.5	0.7	2.1
Corylus avellana L.	117	872	0.13	91.4	36.0	55.4	0.6	2.1
Fagus orientalis Lipsky	267	924	0.29	152.7	59.0	93.7	0.6	4.9
Quercus serrata Thunb.	525	1354	0.39	107.3	50.4	56.9	0.9	4.2
Spiraea japonica L.	392	675	0.58	76.0	31.3	44.7	0.7	4.2
Crataegus kyrtostyla Fingerhut.	120	833	0.14	64.4	22.0	42.5	0.5	2.8
Padus racemosa (Lam.) Gilib.	746	1050	0.71	133.2	87.8	45.4	1.9	4.2
Robinia pseudacacia L.	283	1406	0.20	90.0	36.7	53.3	0.7	2.1
Ulmus glabra Huds.	545	1354	0.40	100.4	46.4	53.6	0.9	2.8
U. pumila L.	253	1432	0.18	151.6	83.2	68.0	1.2	4.2
Acer platanoides L.	516	609	0.83	43.6	21.2	22.4	0.9	2.1
A. distylum Sieb. et Zucc.	319	502	0.64	97.9	47.5	50.4	0.9	2.8
A. palmatum Thunb.	761	639	1.19	82.8	82.8	0	—	2.4
Tilia caucasica Rupr.	275	1055	0.26	110.9	46.8	64.1	0.7	2.1
Syringa vulgaris L.	362	820	0.44	141.8	85.7	56.2	1.5	4.2
Vaccinium arctostaphylos L.	109	507	0.22	172.1	54.9	115.2	0.5	2.4
Viburmum opulus L.	174	740	0.23	104.4	28.8	75.6	0.4	2.8
Lonicera japonica Thunb.	109	491	0.22	126.0	43.9	82.1	0.5	2.4
Среднее	320	878	0.39	106.4	47.0	60.3	0.8	3.1

Вид	Число устьиц на 1 мм² площади листа	Длина жилок (в мм) на 1 см² площади листа	Отношение число устьиц / длина жилок	Толщина мезофилла, мкм	Толщина палисадной паренхимы (ТПП), мкм	Толщина губчатой паренхимы (ТГП), мкм	ТПП / ТГП	Толщина наружных стенок клеток верхней эпидермы, мкм
Москва и Подмосковье								
Carpinus betulus L.	188	690	0.27	97.9	46.8	51.1	0.9	2.4
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.	304	781	0.39	105.8	52.6	53.3	1.0	2.4
Betula pendula Roth	154	990	0.16	112.3	58.3	54.0	1.1	4.6
Corylus avellana L.	118	850	0.14	90.7	28.1	62.6	0.4	2.1
Fagus sylvatica L.	179	846	0.21	112.3	42.5	69.8	0.6	3.9
Quercus robur L.	351	1276	0.28	103.0	51.8	53.3	1.0	3.9
Spiraea japonica L.	405	819	0.49	78.5	34.2	44.3	0.8	4.2
Crataegus kyrtostyla Fingerhut.	90	1198	0.08	110.5	37.8	73.1	0.5	2.8
Padus recemosa (Lam.) Gilib.	542	938	0.58	97.2	70.6	26.6	2.7	4.2
Robinia pseudacacia L.	425	1409	0.30	121.7	94.3	19.4	4.9	2.1
Ulmus glabra Huds.	425	1497	0.28	107.6	50.0	58.3	0.9	2.8
U. pumila L.	308	1393	0.22	156.2	97.2	56.9	1.7	5.6
Acer platanoides L.	490	641	0.64	71.6	33.8	36.7	0.9	2.8
A. semenovii Regel et Herd.	421	1276	0.33	136.8	63.4	73.4	0.9	3.2
A. tataricum L.	671	1133	0.59	110.2	64.1	46.1	1.4	2.8
Tilia cordata Mill.	203	932	0.22	108.0	47.5	60.5	0.8	2.8
Syringa vulgaris L.	304	808	0.34	190.1	121.7	66.4	1.8	5.6
Vaccinium myrtillus L.	78	540	0.14	75.6	30.2	45.4	0.7	1.8
Viburnum opulus L.	127	677	0.19	82.1	22.7	60.1	0.4	2.8
Lonicera xylosteum L.	194	910	0.21	96.5	46.1	50.4	0.9	2.8
Среднее	299	975	0.31	108.2	58.6	51.1	1.2	3.3
Число батумских видов, имеющих соответственно большие, меньшие и одинаковые с подмосковными видами величины признаков	12, 7, 1	9, 11, 0	14, 4, 2	7, 12, 1	6, 14, 0	12, 8, 0	2, 11, 6	4, 8, 8

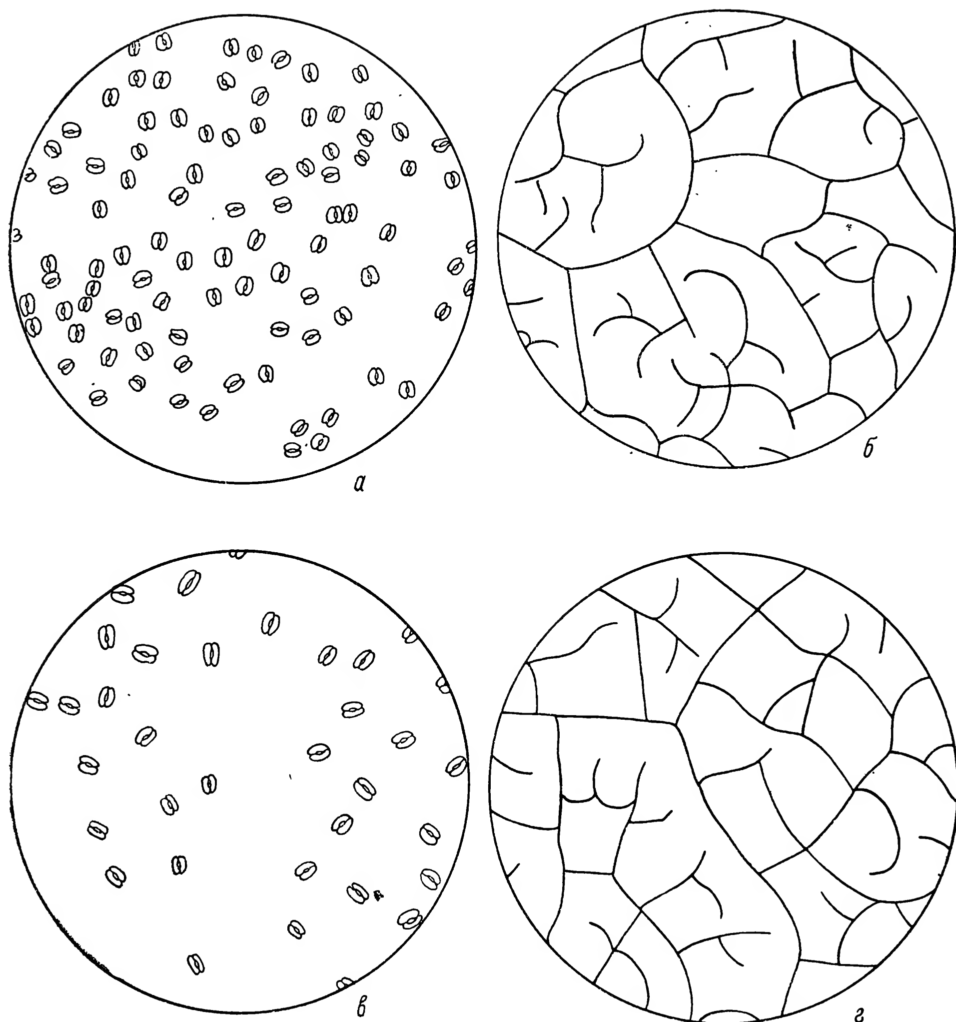


Рис. 1. Расположение устьиц и жилкование листа у двух видов клена.

а, б — *Acer palmatum* (Батумский ботанический сад); *в, г* — *A. platanoides* (Подмосковье).

(1941) высказала аналогичное предположение о значении большого числа устьиц для газообмена у видов с невысокой транспирацией (рис. 1).

Толщина листа, а следовательно, и мезофилла (от толщины которого она чаще всего зависит) обычно меньше у растений влажных и тенистых местообитаний, чем у растений сухих и солнечных мест (Варминг, 1902; Василевская, 1938, 1950, 1954, 1965; Липаева, 1955; Вознесенская, 1958; Васильев, 1968; Хржановский и Мамонтов, 1972, и др.). Так, Варминг (1902) отмечает распространенность очень тонких листьев у древесных растений тропических дождевых лесов. Очевидно, это является одним из приспособлений к высокой влажности воздуха, так как способствует усилению газообмена.

Средняя толщина мезофилла у батумских и подмосковных видов почти одинакова (см. таблицу), но если сравнить этот показатель у растений одних и тех же видов и видов одного рода из Батумского сада и Подмосковья, то оказывается, что у 12 видов из влажных субтропиков толщина мезофилла меньше, у 7 больше и у одного такая же.

Как известно, слой палисадной паренхимы обычно тоньше, а губчатой толще у растений влажных и тенистых мест. У батумских видов палисадная паренхима оказалась тоньше, губчатая толще, а их отношение меньше, чем у подмосковных (как в среднем, так и у большинства видов).

Характерные различия по толщине наружных стенок клеток верхней эпидермы листьев не обнаружены: у 8 батумских видов стенки клеток эпидермы тоньше, у 4 толще, у 8 такие же, как у видов из Подмосковья.

Как известно, климатические условия влияют на размеры межклетников в губчатой паренхиме. Однако при визуальном сравнении величины межклетников у батумских и подмосковных видов на препаратах поперечных срезов листьев особые различия не обнаружены.

Таким образом, у батумских видов по 7 показателям анатомического строения листа наблюдаются различия по сравнению с соответствующими показателями подмосковных видов, обусловливающие приспособленность к более влажной среде. Однако здесь можно говорить лишь о тенденции к появлению отличий, так как они имеются не у всех батумских видов, а у их большинства. В некоторых случаях это может объясняться компенсацией отсутствия или слабого развития одних приспособительных особенностей другими; о такой возможности писал В. Р. Заленский (1922). Например, у батумской жимолости *Lonicera japonica* мезофилл толще, а число устьиц меньше, чем у подмосковной *L. xylosteum*. Однако у первого вида наружные стенки клеток эпидермы тоньше (см. таблицу), значительно крупнее межклетники в губчатой паренхиме, палисадная паренхима рыхлая, с часто встречающимися участками конусообразных клеток (их приспособительное значение описано ниже). Компенсация может быть и за счет еще неизвестных физиологических особенностей описанных нами видов. Следует также учесть, что метеорологические факторы в Батумском саду и Подмосковье значительно различаются, но, по-видимому, не настолько, чтобы эта разница отразилась на всех изученных нами признаках видов. Так, например, визуально мы не обнаружили значительной разницы в величине межклетников губчатой паренхимы у батумских и подмосковных видов, однако если сравнить батумские растения с растениями из более сухих и жарких местообитаний (чем Подмосковье), разница несомненно окажется значительной, поскольку известно (Василевская, 1965; Васильев, 1958, и др.), что один из наиболее характерных признаков ксерофитов — плотная сомкнутость клеток в тканях.

На поперечных срезах листьев у *Vaccinium arctostaphylos*, *Spiraea japonica*, *Crataegus kyrtostyla* и *Acer distylum* из Батумского сада, а также *Vaccinium myrtillus* из Подмосковья мы обнаружили однослойную палисадную паренхиму, состоящую из конусообразных клеток (рис. 2).

Особенно резко этот признак выражен в листьях кустарничка *Vaccinium myrtillus* (рис. 2, *а*), которые были взяты с растений в старом сосновом лесу с подлеском из орешника. Отметим, что *V. myrtillus* — единственный вид из Подмосковья, у которого обнаружена палисадная паренхима, состоящая из конусообразных клеток. Растения этого вида достигают всего лишь 15—40 см высоты, в связи с чем их листья расположены в условиях более влажного микроклимата, чем листья высоких древесных растений остальных видов Подмосковья.

Интересное строение палисадной паренхимы у *Acer distylum*. Это дерево высотой до 15 м, распространенное в горных лесах Японии (Деревья и кустарники СССР, 1958). Вид интродуцирован в Батумский ботанический сад, где развивается нормально. Конусообразные клетки в палисадной паренхиме его листа плотно сомкнуты в группы. Последние состоят из 2—5 клеток и на поперечных срезах листьев имеют форму вееров, сомкнутых в верхней части, а в нижней, более узкой, разделенных воздухоносными пространствами (рис. 2, *д*).

Для сравнения с описанным типом палисадной паренхимы мы приводим изображения поперечных срезов листьев таких видов, у которых она состоит из цилиндрических клеток. Это — *Acer semenovii*, *Spiraea japonica* и *Crataegus kyrtostyla* (рис. 3, *а—в*), произрастающие в Главном ботаническом саду СССР. Интересно, что у *S. japonica* и *C. kyrtostyla* в Батумском саду палисадная паренхима образована конусообразными клетками (рис. 2, *в*, *г*), а у этих же видов в Главном ботаническом саду АН СССР в Москве — из цилиндрических (рис. 3, *б*, *в*).

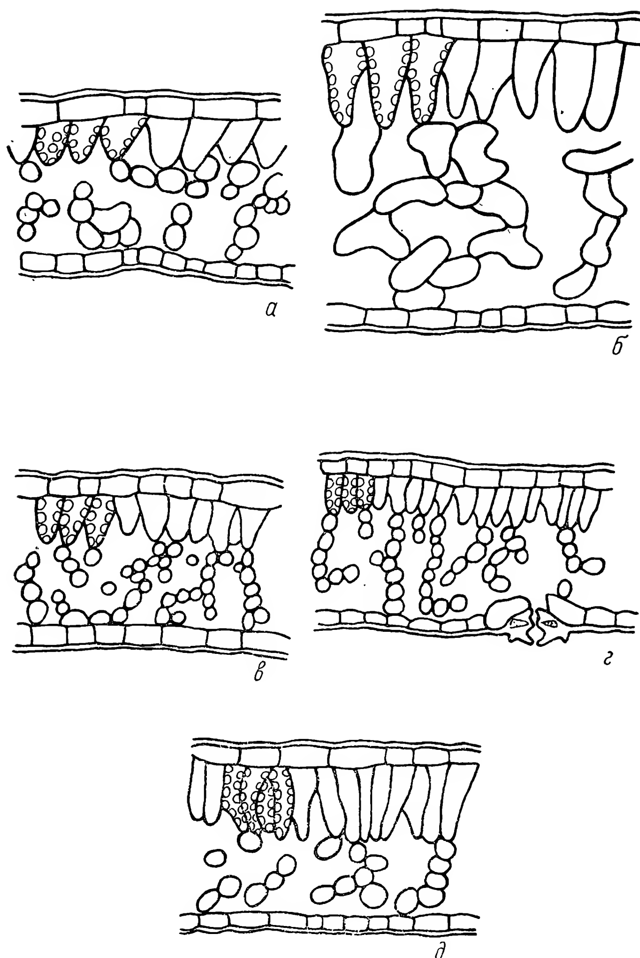


Рис. 2. Поперечные срезы листьев с палисадной паренхимой, состоящей из конусообразных клеток.

а — *Vaccinium myrtillus* (Подмосковье), *б* — *V. arctostaphylos*, *в* — *Spiraea japonica*, *г* — *Crataegus kyrtostyla*, *д* — *Acer distylum* (Батумский ботанический сад).

Каково приспособительное значение палисадной паренхимы, состоящей из конусообразных клеток?

Ноль (Noll, цит. по: Schimper, 1898) описал конусообразное строение клеток в протонеме пещерного мха *Schistostêga osmundacea*. Шимпер (1898) наблюдал палисадную паренхиму, состоящую из конусообразных клеток у *Agrostema montana*, обитающей в глубокой тени горного леса на о. Ява. Верхняя часть клеток палисадной паренхимы *A. montana* имеет форму выпуклой линзы (полушаровидную), а хлоропласты сосредоточены в их нижней узкой части. Предполагая, что верхняя линзообразная часть клеток концентрирует скудные лучи света на расположенном внизу хлорофиллоносном аппарате, автор трактует такое строение как приспособление к слабому освещению.

У изученных нами растений конусообразные клетки палисадной паренхимы не имеют в своей верхней части формы выпуклой линзы. Эти клетки вверху плотно примыкают к эпидерме и их верхняя поверхность плоская, слегка вогнутая или слегка выпуклая соответственно поверхности клеток эпидермы (рис. 2). Хлоропласты распределены в клетках равномерно. Отличие этих клеток от цилиндрических — наличие между ними в нижней (большей) части значительных воздушных полостей. Мы полагаем, что такое строение палисадной паренхимы является приспособлением к усилению газообмена в условиях высокой влажности воздуха. Мы собирали листья с растений, расположенных не в глубокой тени, как в случаях,

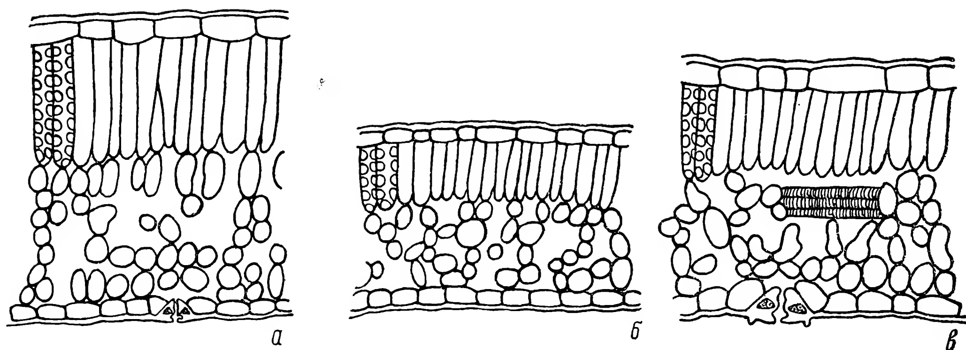


Рис. 3. Поперечные срезы листьев с палисадной паренхимой, состоящей из цилиндрических клеток.

а — *Acer semenovii*, *б* — *Spiraea japonica*, *в* — *Crataegus kyrtostyla* (Главный ботанический сад АН СССР, Москва).

описанных Шимпером, а в местах, в известной мере освещаемых солнцем. Не исключено, что конусообразная форма клеток палисадной паренхимы создает и какие-то иные преимущества, так как у некоторых видов (*Quercus robur*, *Alnus barbata*) довольно много таких клеток во втором, нижнем, значительно разреженном слое палисадной паренхимы.

Палисадная паренхима, состоящая из конусообразных клеток, обнаружена нами у систематически отдаленных видов, относящихся к разным жизненным формам. Это лишний раз свидетельствует о том, что в одинаковых условиях могут возникать параллельные изменения как у близких, так и у отдаленных форм. П. Ричардс (1961) приводит много примеров параллельной изменчивости внешней морфологии древесных растений тропических дождевых лесов, подчеркивая наличие сходных признаков в разнообразных систематических группах (досковидные и ходульные корни, пневматофоры, каулифлория, кончики-капельницы у листьев и т. д.). А. Л. Лыпа (1972) на большом материале описал параллельную изменчивость внешних морфологических особенностей у древесных пород, произрастающих в условиях умеренного климата.

Среди видов Батумского ботанического сада у *Acer palmatum* наблюдалось необычное для влажных субтропиков строение листа. Мезофилл этого вида в своей верхней части состоит из плотно сомкнутых цилиндрических клеток. В нижних рядах клетки становятся короче, но также плотно сомкнуты. Губчатой ткани нет (рис. 4). Отметим, что *A. palmatum* интродуцирован в Батумский сад из Японии, т. е. также из условий влажного климата (Деревья и кустарники Батумского ботанического сада, 1968).

Изучая на поперечных срезах листья древесных растений из различных очень влажных местообитаний, а именно 18 культивируемых в оранжерее видов из влажных тропиков (Липаева, 1955) и 10 видов Дальнего Востока (Липаева, 1969), мы не обнаружили в них мезофилла без губчатой ткани. Очевидно, такое строение, как это свойственно *Acer palmatum*, довольно необычно для условий влажного климата.

Отсутствие межклетников в мезофилле *A. palmatum*, по-видимому, компенсируется огромным количеством устьиц в эпидерме при сравнительно негустой сети жилок. С этим связано и очень большое значение величины отношения числа устьиц к длине жилок (1.19 — см. таблицу).

Чем можно объяснить необычное для влажных условий среды строение мезофилла листа *A. palmatum*? Некоторые палеоботанические находки проливают на это свет.

По данным А. И. Поярковой (1933), в настоящее время 11 из 12 видов *Acer* цикла *Palmata* (в который входит и *A. palmatum*) распространены главным образом в Японии, Корее и Китае в условиях высоко влажного в летний период мусонного климата. Один вид этого цикла обитает в западной части Северной Америки. Однако третичные остатки цикла *Palmata* найдены не только в этих странах, но также на юге европейской части

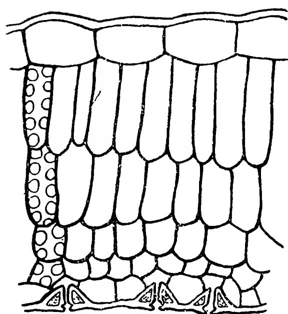


Рис. 4. Поперечный срез листа *Acer palmatum.*

СССР, на юге Западной Европы и в других местах. Ареал цикла был в то время весьма широким и, по-видимому, циркумполярным. Климат в этот период в Европе не раз менялся. Имело место и значительное повышение сухости. Менялось также и географическое распределение растений, уже близких к современным. В большей своей части состоящий из плотной палисадной ткани мезофилл *A. palmatum* очень похож на мезофилл многих древесных гемиксерофитов (в смысле Генкеля, 1946). Возможно, что он и является признаком, сохранившимся от предка-гемиксерофита *A. palmatum*, ныне распространенного только во влажных областях. Свойственное гемиксерофитам обилие устьиц могло стать приспособлением к высокой влажности воздуха (способствуя газообмену), но в сочетании не с сильно развитой сетью жилок (как у типичных гемиксерофитов), а со значительной ее редукцией. То, что листья *A. palmatum* сравнительно небольшие, также характерно для многих древесных гемиксерофитов.

В естественных условиях известно много разновидностей *A. palmatum*. В разных странах издавна культивируются в громадном числе разновидности и формы этого вида (Деревья и кустарники СССР, 1958). Часть их выращивается и в условиях высокой сухости воздуха (Ташкент, Баку, Душанбе). Несомненно, в этих условиях строение листа *A. palmatum* иное, чем во влажных, и скорее всего оно приближается к строению листа гемиксерофитов, имеющих мощную сеть жилок.

ЛИТЕРАТУРА

Варминг Е. (1902). Распределение растений в зависимости от внешних условий (Экологическая география растений). — Василевская В. К. (1938). О значении анатомических коэффициентов как признаке засухоустойчивости растений. Бот. ж. СССР, 23, 4 — Василевская В. К. (1950). Изучение онтогенеза как один из методов экологической анатомии. Пробл. бот., 1. — Василевская В. К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений. — Василевская В. К. (1965). Особенности анатомического строения некоторых растений Центрального Казахстана. В кн.: Биология и экология растений целинных районов Казахстана. — Васильев Б. Р. (1968). К анатомии листа некоторых древесных бобовых африканской саванны. Бот. ж., 53, 5. — Вознесенская Е. И. (1958). Особенности роста побегов и анатомического строения листьев некоторых древесных пород. Тр. АН ТаджССР, XCVII. — Генкель П. А. (1946). Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 5, 1. — Деревья и кустарники Батумского ботанического сада. (1968). Тбилиси. — Деревья и кустарники СССР. (1958). IV. — Заленский В. Р. (1922). О признаках засухоустойчивости у растений юго-востока. Сельск. и лесн. хоз., 1—2. — Климат и климатические ресурсы Грузии. (1971). Закавказский н.-иссл. гидрометеоролог. ин-т. Труды, вып. 44 (50). — Климатологический справочник СССР. (1971—1972). Метеорологические данные за отдельные годы, I, II, V. — Лебединцева К. В. (1926). Физиологические и анатомические особенности растений, выращиваемых в сухой и влажной атмосфере. Изв. Гл. бот. сада АН СССР, 26, 4. — Липаева Л. И. (1955). О некоторых соотношениях в строении листьев растений в связи с температурами и влажностью воздуха их местообитаний. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, IX. — Липаева Л. И. (1969). Некоторые сравнительные данные об анатомическом строении листьев растений Дальнего Востока и среднеевропейской части СССР. Бот. ж., 54, 7. — Лыпа А. Л. (1972). Параллельная изменчивость морфологических признаков у древесных растений. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 86. — Пояркова А. И. (1933). Ботанико-географический обзор кленов в связи с историей всего рода *Acer*. Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 1. — Ричардс П. (1961). Тропический дождевой лес. М. — Суслова М. И. (1941). К экологии фисташки и миндалей в связи с их бесполивной культурой. Сов. бот., 1—2. — Хржановский В. Г., Ю. Г. Мамонтов. (1972). Сравнительное изучение морфологических особенностей листа арахиса (*Arachis* L.). Изв. Тимиряз. с.-х акад., вып. 6. — Haberlandt G. (1892). Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. Sitzungberichte Kaiserl. Akad. Wissenschaften. Math.-nat. classe, VII, I. Schimper A. F. W. (1898). Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage.

Москва.

Получено 18 V 1976.

УДК 581.84 : 582.675.3 : 582

Г. Г. Оганезова

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОБЕГОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *BERBERIDACEAE* В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ ЭТОГО СЕМЕЙСТВА

G. G. OGANEZOVA. COMPARATIVE ANATOMY OF VEGETATIVE SHOOTS OF REPRESENTATIVES OF *BERBERIDACEAE* FAMILY IN CONNECTION WITH THE TAXONOMY OF THE FAMILY

Делается попытка сопоставления данных сравнительно-анатомического исследования органов вегетативного побега барбарисовых с данными морфологии генеративных органов семейства для целей систематики. Исследовалась структура мезофилла, черешка, узла и стебля у 11 родов барбарисовых. В семействе выделяются четыре подсемейства: *Berberidoideae, Epimedioideae, Podophylloideae* и *Leonticoideae*. Отмечается близость подсемейств *Berberidoideae* и *Epimedioideae*. Вновь поднимается вопрос о спорности существования в качестве самостоятельных родов *Mahonia* и *Vancouveria*.

В 1972 г. была опубликована статья А. Л. Тахтаджяна и А. П. Меликяна, в которой обобщались данные по систематике сем. *Berberidaceae*. Авторы использовали признаки морфологии генеративных органов. В дополнение к этому исследованию мы изучили органы вегетативного побега представителей сем. *Berberidaceae* (роды *Berberis*, *Mahonia*, *Nandina*, *Epimedium*, *Vancouveria*, *Caulophyllum*, *Bongardia*, *Jeffersonia*, *Podophyllum*, *Leontice*, *Gymnospermium*) и получили интересные результаты, которые можно использовать для уточнения филогенетических связей в семействе.

Основные положения, на которые можно опираться при уточнении системы семейства, состоят в следующем. В стебле барбарисовых обнаружено специфическое явление — задержка процессов дифференциации прокамбиальных, а позднее и проводящих пучков, что коррелирует с интенсивными делениями и дифференциацией по периферии образовательного кольца (Василевская, Оганезова, 1974). Это явление характеризует развитие стебля всех изученных *Berberidaceae*. Существование подобной корреляции между процессами деления и дифференциации тканей стебля — безусловное свидетельство единства происхождения древесных и травянистых барбарисовых.

Характерные особенности структуры мезофилла также подтверждают существование общего предка для всех *Berberidaceae*. По типу развития механической, ассимиляционной, эпидермальной тканей, дифференциации листовой пластинки и средней жилки барбарисовые можно разделить на несколько морфологических групп. При этом наиболее резкие различия наблюдаются между структурой листа древесных и травянистых родов. Исключение представляют листья родов *Epimedium* и *Vancouveria*. В морфологии и анатомии их листьев сочетаются признаки как травянистых, так и древесных родов. Это может служить основанием для предположения, что предки *Berberidaceae* имели листья, сходные по строению с листом названных родов. От этого исходного типа в течение эволюции и расселения родов в разных экологических условиях образовалось многообразие жизненных форм и структур листа барбарисовых (Оганезова, 1974). Возможность выделения исходного морфологического типа листа в семействе — еще одно свидетельство единства происхождения всех его родов.

Интересно отметить, что структура мезофилла родов *Epimedium* и *Vancouveria* чрезвычайно сходна. У нас не было возможности провести более полное сравнительно-анатомическое исследование этих родов из-за отсутствия материала рода *Vancouveria*. Однако удивительное сходство структуры листа этих двух родов, нам кажется, можно использовать для пересмотра вопроса о самостоятельности рода *Vancouveria*, тем более

что его существование не признавалось Франше (Franchet, 1886), Прантлем (Prantl, 1891) и В. Л. Комаровым (1908).

Сравнение типа нодальных структур во всем сем. *Berberidaceae* обнаружило преобладание многолакунного, многопучкового типа узла. У древесных барбарисовых (*Berberis*, *Mahonia*, *Nandina*) четко вырисовывается тенденция к сокращению числа проводящих пучков и лакун в узле до 3-пучкового, 3-лакунного (*Nandina*, *Mahonia* — многопучковый, многолакунный, *Berberis* — 3-пучковый, 3-лакунный). Тот же процесс наблюдается у травянистых родов: *Podophyllum*, *Leontice*, *Epimedium*, *Caulophyllum* узел многолакунный, многопучковый, у *Gymnospermium* — 5-пучковый, 4-лакунный (несимметричный), у *Bongardia* и *Jeffersonia* — 3-пучковый, 3-лакунный. Итак, многолакунный тип узла преобладает в семействе и, судя по всему, представляет собой исходный тип, а сходная тенденция в эволюции типа узла как у травянистых, так и у древесных родов *Berberidaceae* свидетельствует в пользу объединения названных родов в одно семейство.

Опираясь на данные о строении узла, особо следует рассмотреть роды *Berberis* и *Mahonia*. По нашим данным, они настолько близки, что стоит вновь поднять вопрос о едином роде *Berberis*, как это считали Эндлихер (Endlicher, 1836—1840), Бейлон (Baillon, 1874) и Прантль (1891). Единственный, хорошо различающий их признак — это сложный, многолакунный, многопучковый лист у *Mahonia* и однолисточковый с сочленением 3-пучковый, 3-лакунный — у *Berberis*, гомологичный верхнему листочку сложного листа *Mahonia*. Что касается различий в типе узла, то мы получили интересные данные при исследовании узлов у *Berberis heterophylla* Juss. ex Poirp., *B. koreana* Palib., *B. notabilis* Schneid. Здесь обнаружены отклонения от обычного 3-лакунного, 3-пучкового типа. У *B. heterophylla* в коре стебля 5 проводящих пучков, ниже по стеблю 3 из них входят в 3 лакуны, а 2 маргинальных постепенно иссякают и теряются в коре. У *B. koreana* в коре стебля 4 проводящих пучка, ниже 3 из них входят в 3 лакуны, а 1 из маргинальных проводящих пучков иссякает. У *B. notabilis* обычный 3-лакунный, 3-пучковый тип узла, но маргинальные проводящие пучки очень мелкие и составлены из одних флоэмных элементов. Такие отклонения от обычного для рода типа узла мы расцениваем как проявление одного из направлений прогрессивной тенденции к редукции отдельных органов растений, характерной не только для рода, но и семейства в целом. Принимая во внимание, что габитус *Berberis* имеет определенные признаки редукции по сравнению с *Mahonia* (развитие брахибластов, однолисточковый лист, кустарниковая жизненная форма), можно считать, что редукция листа барбариса — один из этапов редукции, характеризующей эволюцию рода и способствовавшей расширению северной части его ареала.

Сопоставление структуры черешков у изученных нами родов *Berberidaceae* обнаружило, что у всех барбарисовых за исключением рода *Berberis* они построены по единому плану. Структура черешка в каждом роде во многом повторяет структуру стебля. Основание серповидно-расширенное, под несколькими слоями коры по кругу располагаются многочисленные проводящие пучки. Обычно кнаружи над проводящими пучками с дорзальной стороны черешка развиваются короткие дуги или широкие и длинные полоски перициклических волокон.

У *Mahonia* и *Nandina* в средней и верхней частях черешка под эпидермой развивается сплошное или дискретное кольцо перициклических волокон. Проводящие пучки располагаются в один круг. У *Podophyllum* и *Leontice* под эпидермой и несколькими слоями коровой паренхимы в средней и особенно в верхней части черешка проводящие пучки располагаются в 2—3 круга. Производные перицикла у *Leontice* в верхней части черешка подофилла не заметны. Дорзовентральность в структуре черешков сохраняется — проводящие пучки внутреннего круга ориентированы флоэмой к вентральной части черешка. В родах *Caulophyllum* и *Epimedium* под эпидермой и коровой паренхимой черешков в средней и верхней частях нахо-

дятся производные перицикла — склереиды у *Epimedium*, мелкоклеточная плотная паренхима у *Caulophyllum*. Проводящие пучки располагаются в два тесно сближенных круга. У *Bongardia* и *Jeffersonia* в средней и верхней частях черешка внутрь от кольца перициклических волокон располагается один круг проводящих пучков. У розеточных листьев *Gymnospermium* в средней и верхней частях черешка не заметно развития производных перицикла, проводящие пучки располагаются в один круг. В роде *Berberis* основание черешка также серповидно-расширенное, производные перицикла — склереиды — образуют короткие дуги или сплошную полосу над тремя проводящими пучками, в средней и верхней частях черешка у большинства родов число проводящих пучков увеличивается (обычно до 9) и они расположены полукругом, перициклические волокна образуют замкнутое кольцо вокруг проводящих пучков. Различие в структуре черешков у *Berberis* и *Mahonia*, вероятно, связано с небольшой длиной черешка у барбарисов (лишь у *B. dolichobotrys* Fedde он достигает 8—9 см в длину, при этом проводящие пучки в средней части располагаются в круг). Черешок у видов барбариса короткий, потому что выше места сочленения он является новообразованием, не гомологичным черешку остальных родов *Berberidaceae*.

Различия в развитии производных перицикла в родах семейства, вероятно, связаны с разным характером роста листьев. Единый характер строения черешка — еще один аргумент в пользу естественности происхождения семейства барбарисовых.

Проведенное исследование выявило в структуре вегетативных органов много сходных признаков, что дает основание считать правильным объединение всех изученных родов *Berberidaceae* в одно семейство.

Второе положение, на которое можно опираться при обсуждении эволюции родов *Berberidaceae* и семейства в целом, — это замеченное нами сходство между структурой стебля древесных барбарисовых со структурой стебля лиан. Последнее навело на мысль исследовать лианы из семейств, близких к барбарисовым. Лиановые формы встречаются в *Lardizabalaceae*, *Menispermaceae*, *Ranunculaceae*, которые, согласно А. Л. Тахтаджяну (1966), принадлежат к тому же, что и *Berberidaceae*, порядку *Ranunculales*.

Анатомическое строение изученных растений этих семейств по важнейшим признакам сходно со структурой двудольных лиан других семейств и со структурой стебля барбарисовых. В однолетних побегах древесных *Berberidaceae* так же, как и у изученных видов из других семейств *Ranunculales*, слабо развита кора, над проводящей системой дифференцируется мощный перицикл; на более поздних стадиях формирования стебля, когда стела приобретает кольцевую структуру, очертания отдельных пучков сохраняются, поскольку межпучковый камбий продуцирует только элементы радиальных лучей. Эти признаки отмечаются как характерные для двудольных лиан в работах И. С. Михайловской (1953), П. А. Баранова (1960), Ф. Г. Камиловой (1974).

У травянистых барбарисовых развивается особый тип стелы — сосудистые пучки располагаются в 2—3 круга, что связано с развитием своеобразного однолетнего короткого надземного побега с несколькими крупными листьями и мощным цветоносом. Но основная корреляция между развитием перицикла и проводящих пучков, характерная для древесных *Berberidaceae* и исследованных нами лиан из порядка *Ranunculales*, здесь сохраняется. Таким образом, строение стебля родов *Epimedium*, *Podophyllum*, *Leontice*, *Caulophyllum*, *Bongardia*, *Jeffersonia*, *Gymnospermium* можно представить как эволюционное изменение стебля лианового типа.

Обсуждение поставленных вопросов привело нас к выводу, что особенности структуры стебля барбарисовых и близких к ним семейств, а также факт существования вьющихся форм в порядке *Ranunculales* дает основание предполагать, что предками *Berberidaceae* были древесные лесные лианы со слабым вьющимся стеблем (Оганезова, 1975а).

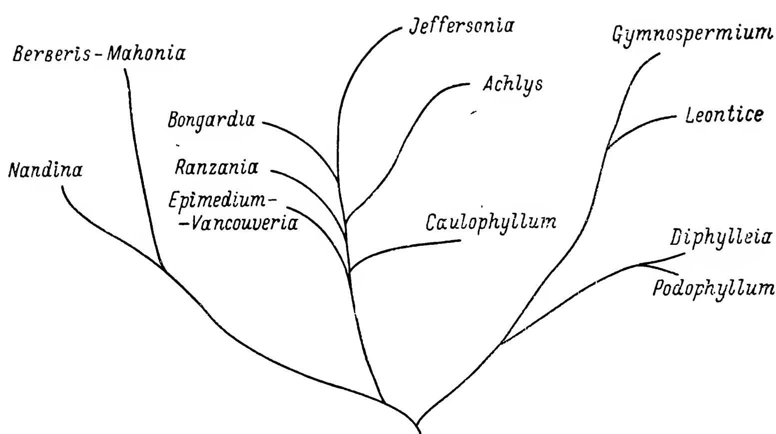


Схема взаимоотношений родов семейства *Berberidaceae* s. l.

Данные по родам *Achlys*, *Banzania* и *Diphylleia* взяты из литературы.

Кроме изложенных положений о гипотетическом предке и существующих тенденциях эволюции *Berberidaceae*, наше исследование выявило ряд новых признаков, на основании которых была сделана попытка уточнить филогенетические связи между родами семейства. При этом мы руководствовались системой *Berberidaceae*, предложенной А. Л. Тахтаджяном и А. П. Меликяном (1972). Нам казалось, что данные по анатомии побегов дают основание для выделения двух ветвей семейства — травянистой и древесной. При этом ветвь древесных представлена подсем. *Berberidoideae*, а травянистых — подсем. *Epimedioideae*, *Podophylloideae*, *Leonticoideae*. Мы заметили наибольшую близость древесных барбарисовых с подсем. *Epimedioideae* (Оганезова, 1975б).

Основанием для выделения двух ветвей барбарисовых мы считали развитие чрезвычайно своеобразной жизненной формы травянистых родов и наличие у них так называемой «однодольной» структуры стебля — атактостелы. Резкие различия между структурами черешков и листьев травянистых и древесных *Berberidaceae* безусловно связаны с формированием своеобразной жизненной формы. Наличие атактостелы мы объясняем прежде всего тем, что при сочетании крупных листьев и невысоких стеблей ведущую и определяющую характер развития побега роль играет лист, особенно при редком для двудольных типе его заложения, когда зачаток листа охватывает более половины конуса нарастания, что характерно для однодольных. Наиболее резко признаки однодольности выражены в подсемействах *Podophylloideae* и *Leonticoideae*. Именно для родов *Leontice* и *Podophyllum* мы имели возможность исследовать способ заложения листа и обнаружили его необычный для двудольных характер.

Травянистое подсем. *Epimedioideae* характеризуется четко выраженной тенденцией развития — от форм с крупными листьями и несколькими кругами проводящих пучков в стебле (*Epimedium*, *Caulophyllum*) к растениям с меньшими размерами листа и обычным для двудольных расположением проводящих пучков в один круг (*Bongardia*, *Jeffersonia*). В этом подсемействе хорошо прослеживается эволюция нодальных структур от многолакунных, многопучковых (*Epimedium*, *Caulophyllum*) к 3-пучковым, 3-лакунным (*Bongardia*, *Jeffersonia*). Особенности структуры листа *Epimedium*, сочетающего признаки травянистых и древесных родов, уже отмечались.

А. П. Меликян, занимавшийся проблемой филогении барбарисовых, консультировал нашу работу. Он привел доводы против разделения семейства на «травы и деревья» ввиду того, что это разделение в большей степени опирается на признаки структуры вегетативных органов и почти не учитывает особенности морфологии генеративных органов. По его мнению, правильнее подчеркнуть общность признаков, а следовательно, и наличие родства между *Berberidoideae* и *Epimedioideae* и бо́льшую обо-

собленность *Podophylloideae*, *Leonticoideae*. Доводы П. А. Меликяна очень убедительны. Учитывая его замечания, была построена схема (см. рисунок) филогенетических взаимоотношений барбарисовых.

На схеме подсем. *Leonticoideae* расположено на уровне, близком к уровню *Berberiodoideae* и наиболее высокоразвитых родов из подсем. *Epimedioideae*. Это может показаться странным, тем более что мы признавали это подсемейство вместе с подсем. *Podophylloideae* обладателем наиболее древних признаков среди других травянистых родов. Но *Leonticoideae* — роды *Leontice* и *Gymnospermium* — сочетают примитивные признаки в структуре листа, узла и стебля с высокоспециализированными приспособлениями к существованию в жестких условиях пустынь и полупустынь. Кроме того, для *Gymnospermium* характерно сокращение числа пучков и лакун в узле, а стебель его по структуре близок к обычному для двудольных типу. Таким образом, в эволюции *Leonticoideae* проявляется общая для семейства тенденция к редукции органов.

Предложенная нами схема филогенетических взаимоотношений — попытка сопоставления данных сравнительно-анатомического исследования органов вегетативного побега с данными классической морфологии генеративных органов.

В заключение я хочу выразить благодарность В. К. Василевской и А. П. Меликяну за помощь при подготовке этой работы.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов П. А. (1960). Опыт анализа приспособительной эволюции лазящих растений. Тр. МОИП, отд. биол., 3. — Василевская В. К., Г. Г. Оганезова. (1974). Особенности формирования структуры стебля древесных барбарисовых. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15. — Камилова Ф. Г. (1974). О путях эволюции морфологических и анатомических признаков в семействе тыквенных. — Комаров В. Л. (1908). Критический обзор видов рода *Epimedium* L. Тр. имп. СПб. бот. сада, 29, 1. — Михайловская И. С. (1953). Особенности приспособительной эволюции лимонника китайского. Учен. зап. Моск. пед. инст. им. Ленина, 73, 2. — Оганезова Г. Г. (1974). Анатомическое строение листа у *Berberidaceae* s. l. в связи с систематикой семейства. Бот. ж., 59, 12. — Оганезова Г. Г. (1975а). Об эволюции жизненных форм в семействе *Berberidaceae* s. l. Бот. ж., 60, 12. — Оганезова Г. Г. (1975б). Структура вегетативных побегов *Berberidaceae* s. l. в связи с эволюцией семейства. Автореф. канд. дисс. Ленинград. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Тахтаджян А. Л., А. П. Меликян. (1972). Сравнительно-анатомическое изучение семенной оболочки *Leontice, Gymnospermium, Caulophyllum* и близких родов в связи с их систематикой. Бот. ж., 57, 10. — Baillon H. E. (1874). The natural hystory of plants, III. Endlicher S. L. (1836—1840). Genera plantarum secundum ordines naturalis disposita. — Franchet M. A. (1886). Sur les espèces du genre *Epimedium*. Bull. Soc. bot. France, 33. — Prantl K. (1891). In: Engler und Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3, 2.

Ботанический институт
АН АрмССР,
Ереван.

Получено 28 II 1977.

УДК 581.1 : 582.738

С. Н. Шереметьев

О РИТМИКЕ ВОДНОГО ПОТОКА ПО СТЕБЛЮ У РАСТЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ГРУПП *VICIA SATIVA* L.

S. N. SHEREMETIEV. ABOUT RHYTHMICITY OF SAP FLOW THROUGH THE STEMS OF THE *VICIA SATIVA* L. PLANTS OF DIFFERENT ECOLOGO-GEOGRAPHICAL GROUPS

В опытах, проведенных с помощью теплового метода со стационарным нагревом в естественных и лабораторных условиях, показано, что скорость водного потока по стеблю растений вики имеет ярко выраженную суточную периодичность. Предполагается ее эндогенный характер. В течение вегетационного сезона наблюдались синхронизация и десинхронизация исследуемого процесса у растений различных экотипов вики. Показаны различия в ритмах водного потока у разных экотипов.

Исследования суточных и сезонных ритмов развития и ритмов физиологических процессов у растений доказывают их эндогенный характер (Ворошилов, 1960; Серебряков, 1966; Кайбияйнен, 1975а, и др.). А. Н. Пономарев (1969), изучая суточную периодичность опыления у злаков, показал, что она обусловлена генетически, внутренне присуща каждому виду и играет существенную роль в процессе симпатрического видообразования. Поэтому суточная периодичность опыления у злаков является хорошим таксономическим признаком (Пономарев, Прокудин, 1975).

Ряд исследователей (Синская, 1948; Ворошилов, 1960, и др.) считают, что ритмы развития не остаются постоянными у растений одного вида с изменением условий существования. У растений наблюдается географическая изменчивость ритмов развития наряду с морфологической, биохимической и функциональной изменчивостью. Т. К. Горышина (1972) показала изменения фенритмотипа у одних и тех же видов в направлении с запада на восток.

Изучение ритмов развития растений, в частности суточных и более высокочастотных (импульсных), может представлять существенный интерес при исследовании взаимоотношений растений в сообществе. Ю. В. Титов (1967, 1975) предположил, что судьба особи в группе зависит от того, насколько ее собственные временные характеристики (ритмы физиологических процессов, роста и развития) соответствуют таковым у большинства взаимодействующих особей в группе.

Цель нашей работы состояла в том, чтобы проверить, является ли суточная ритмика водного потока по стеблю вики эндогенным процессом, существуют ли различия в ритмике у растений разных эколого-географических групп. Решение этих вопросов позволит подойти к выяснению значения ритмики в процессах взаимоотношений растений.

Материал и метод

Опыты проводили на растениях *Vicia sativa* L. Растения выращивали из семян разных эколого-географических групп, которые были получены в отделе зернобобовых культур Всесоюзного института растениеводства (см. таблицу).

Использованные в опытах образцы *Vicia sativa* L.
(по классификационной схеме Л. В. Леокене, 1970)

Подвид	Эколого-географическая группа	Экотип	Сорт	№ по каталогу ВИР
Анатолийский	Турецкая	Не выделен	Местный; Турция	К-965
	Сирийская	» »	Местный, Сирия	К-927
	Кавказская	Сванетский	Сорняк, Грузия	К-16876
Европейский	Южноевропейская (степная)	Юго-восточный	Местный, Саратовская обл.	К-842
	Среднерусская	Белорусский	Местный, Белоруссия	К-30726
	Северная	Не выделен	Местный, Тюменская обл.	К-31147

В 1975 г. опыты проводили в естественных условиях близ с. Кончозеро Кондопожского района КАССР. Использовали семена сортов вики из Турции и Саратовской обл. Растения выращивали в ящиках, установленных в открытом грунте.

Опыты в 1976 г. ставились в лабораторных условиях в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР на растениях местных сортов из Сирии, Саратовской обл., Белоруссии, Грузии и Тюменской обл. Интенсивность освещения в опытах составляла 13—15 тыс. лк, световой период равнялся 16 час. Растения каждого сорта выращивали в отдельных ящиках с тем, чтобы исключить их взаимодействие через корневые системы. В опытах выращивали по 15 растений каждого сорта на перегной-

ной почве с примесью песка. Влажность почвы поддерживали на уровне ее наименьшей влагоемкости.

Регистрацию динамики водного потока по стеблю вики проводили тепловым методом со стационарным нагревом, позволяющим получать непрерывную информацию об этом процессе в течение длительного времени без нарушения целостности объекта.

Теоретическое обоснование теплового метода в его импульсной модификации дано Маршаллом (Marshall, 1958). Клосс (Closs, 1958) применил его для определения скорости водного потока в тонких побегах древесных растений. Другая модификация метода — со стационарным нагревом — позволяет автоматизировать исследования и получила развитие в ряде работ (Vieweg, Ziegler, 1960; Ittner, 1968; Карманов, Рябова, 1968; Redshaw, Meidner, 1970; Sadler, Pitman, 1970; Кайбияйнен, Тихов, 1975; Тихов, 1975).

Сущность использованного нами метода состоит в следующем. В стебель посредством нагревателя вводится тепло, которое переносится водным потоком. В результате возникает разность температур Δt, регистрируемая термопарами, расположенными симметрично относительно нагревателя. Показано, что скорость движения пасоки по стеблю прямо пропорциональна логарифму отношения температуры, регистрируемой верхней и нижней термопарами (Marshall, 1958). Экспериментально установлено, что эта величина и Δt изменяются сходным образом в течение суток и при воздействии экологических факторов на растение, поэтому последняя также вполне пригодна для оценки скорости движения водного потока (Кайбияйнен, Тихов, 1975). Измерение абсолютной скорости представляет определенные трудности, но для наших целей было вполне достаточно регистрировать относительные изменения этого процесса.

Во всех опытах датчики ставились на растения, достигшие в среднем 3-недельного возраста. Регистрация Δt продолжалась в течение 2—3 недель. Датчик состоит из нагревателя и двух термопарных спаев. Термопары (медь—константан) изготавливали из проволоки толщиной 0.1 мм. Нагреватели имеют полукольцовую форму и мощность в среднем 0.1 Вт. Блок датчика состоит из двух половин и в рабочем состоянии охватывает стебель со всех сторон, с тем чтобы исключить влияние градиентов температуры окружающего воздуха. Плотное прижатие стебля к термопарам осуществляется с помощью поролоновой подложки, приклеенной к одной из половин блока датчика.

Электрические сигналы, поступающие от датчиков, усиливались гальванометрическим усилителем И-37 и регистрировались 12-точечным самопишущим прибором ЭПП-09М3.

Результаты исследований

В опытах 1975 г., проведенных в августе—сентябре на растениях, выращенных в открытом грунте, обнаружено, что скорость водного потока в стебле вики имеет ярко выраженную суточную периодичность с максимумом в дневные и минимумом в ночные часы.

Изменения скорости водного потока в течение суток у местных сортов из Саратовской обл. и Турции, относящихся к разным подвидам (см. таблицу), происходят неодинаково. Положения максимумов и минимумов в суточных циклах водного потока оказались сдвинутыми по отношению друг к другу в среднем на 3 часа, причем у растений из Саратовской обл. изменения скорости потока происходили с опережением, а у растений местного сорта из Турции было соответствующее запаздывание в положениях максимумов и минимумов (рис. 1). Однако в отдельные дни такие фазовые сдвиги отсутствовали и скорость водного потока у этих растений изменялась синхронно (рис. 2).

В опытах 1976 г., проводившихся в июле—сентябре в лабораторных условиях, также выявлена суточная периодичность, однако форма кривых была иной. Скорость водного потока быстро возрастала после вклю-

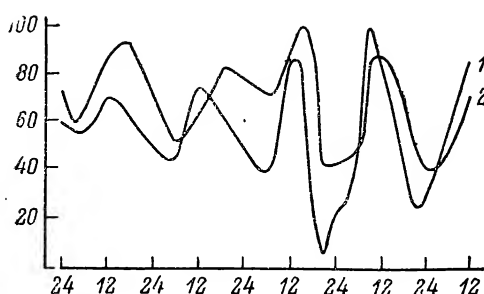


Рис. 1. Динамика водного потока по стеблю вики в течение нескольких суток (16—21 IX 1975).

Здесь и на рис. 2—5: *на оси абсцисс* — часы суток; *на оси ординат* — скорость водного потока, выраженная через отношение регистрируемой разности температур в данный момент времени к ее максимальному значению за период наблюдений (в %).
1 — местный сорт из Саратовской обл., *2* — местный сорт из Турции.

чения света и также быстро падала с наступлением темнового периода (рис. 3).

Оказалось, что необычные условия освещенности определенным образом изменяют суточную динамику водного потока. На всех кривых наблюдаются период раздражения, наступающий после включения света, и последующий период торможения, который продолжался несколько часов. Кроме того, причиной кажущихся резких изменений скорости водного потока при включении и выключении света могут быть переходные процессы при установлении теплового равновесия подводящих проводов. Поскольку утренний подъем и вечернее падение скорости потока, обусловленные включением и выключением света, были почти идентичны во всех вариантах опытов, на рис. 4 и 5 показана динамика водного потока только во время светового периода.

Из анализа графиков можно сделать вывод, что изменения скорости водного потока во время светового периода оставались специфичными для каждого исследованного сорта. Следует отметить, что у некоторых сортов наблюдалось падение скорости водного потока в дневные часы. Это характерно для местного сорта из Грузии (рис. 4, *а*, *з*). У местного сорта из Тюменской обл. такое падение обнаружилось в первых числах августа и затем наблюдалось постоянно. Сравнение параллельных наблюдений, проводившихся во всех вариантах, показывает, что кривые динамики водного потока у растений одного сорта совпадали (рис. 3), а у растений разных сортов такого совпадения кривых не наблюдалось (рис. 4, *а* и 5, *б*). Но, как и в 1975 г., в отдельные дни прослеживались идентичные изменения скорости водного потока, происходившие, вероятно, за счет выравнивания исследуемого процесса.

Использованные в опытах сорта вики существенно различаются по интенсивности роста, продуктивности зеленой массы, срокам и продолжительности фенофаз, окраске семян и ряду других морфологических и биохимических признаков (Леокене, 1970). Из приведенных данных видно, что сорта различаются и по ритмике водного потока. Изучая сезонную и суточную ритмику ростовых процессов у сортов вики Льговская и Ахалкалакская местная, Титов (1975) также выявил четкие временные различия у этих сортов. В его опытах также обнаружены периодические синхронизация и десинхронизация исследовавшихся процессов. Периоды

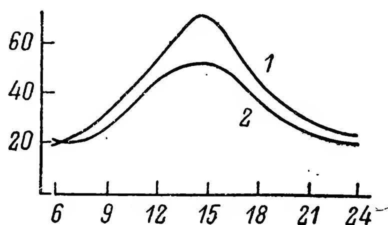


Рис. 2. Синхронизация суточных ритмов водного потока у растений вики двух разных сортов 26 IX 1975.

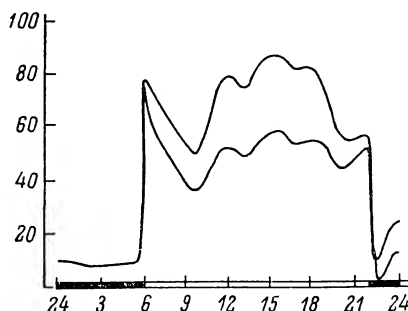


Рис. 3. Суточная динамика водного потока у двух растений местного сорта вики из Тюменской обл. 25 VII 1976.

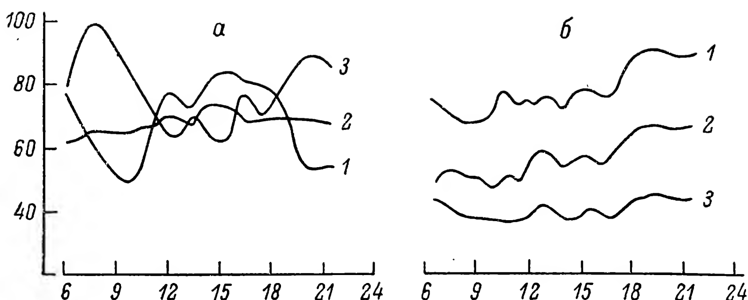


Рис. 4. Динамика водного потока в течение светового периода у трех растений местных сортов вики в разные дни сезона.

1 — сорт из Тюменской обл., *2* — сорт из Белоруссии, *3* — сорт из Грузии. *а* — 25 VII 1976, *б* — 5 VIII 1976.

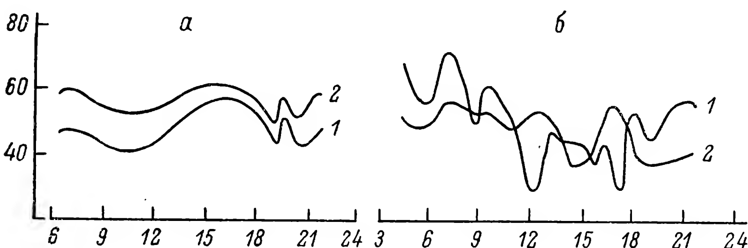


Рис. 5. Динамика водного потока в течение светового периода у двух растений местных сортов вики из Тюменской обл. (*1*) и Сирии (*2*) в разные дни сезона.

а — 25 IX 1976, *б* — 29 IX 1976.

синхронизации в опытах Титова приходились примерно на одни и те же дни в разные годы наблюдений — 21 VI, 3 VIII и 24 IX. В наших опытах мы проследили синхронизацию скоростей потока 26 IX 1975 и 5 VIII и 25 IX 1976.

Обсуждение

Различия, отмеченные в суточных ритмах водного потока (рис. 1, 4, *а*, 5, *б*) у сортов вики разных эколого-географических групп, отличающихся по своим морфологическим, биохимическим и другим особенностям, могут свидетельствовать в пользу того, что эти ритмы являются эндогенными. Ритмы развития живых систем реализуются в условиях постоянно меняющихся факторов внешней среды, чем, по всей видимости, и обусловлено их происхождение. Это подтверждает и различие ритмики водного потока у разных экотипов вики. Поэтому, являясь продуктом естественного отбора (Серебряков, 1966; Pittendrigh, 1976), циркадные ритмы, с одной стороны, сохраняются при постоянных условиях экспериментов (Hastings et al., 1976), а с другой — могут синхронизироваться периодическими факторами внешней среды (Тихов, 1975; Серебрякова, 1976, и др.). В проведенной работе в отдельные дни экспериментов также наблюдалась такая синхронизация, причем дни наступления периодов синхронизации ростовых процессов в опытах Титова (1975) и дни, когда суточная динамика водного потока по стеблю растений различных сортов вики в наших опытах была синхронной, практически совпадают.

Синхронизация и десинхронизация суточных ритмов исследуемого процесса и фазы активизации и торможения роста возникали в неизменных условиях опытов. Все это позволяет предположить, что в обоих случаях действовал единый синхронизирующий фактор. Однако синхронизирующее действие этого внешнего фактора в нашем случае наблюдается не постоянно, а с некоторой периодичностью в течение сезона.

Фазовый сдвиг, имевший место между кривыми суточных ритмов водного потока у вики разных эколого-географических групп (рис. 1), позво-

ляет говорить о том, что различия в эколого-географической принадлежности растений определяют и различия в ритмах их жизнедеятельности. Те изменения, которые претерпевают вид в процессе расселения, по всей видимости, не исчерпываются изменениями морфологических, физиологических и других особенностей растений. Эколого-географической изменчивости должна быть подвержена и временна́я организация живых систем. Как отмечалось выше, такая изменчивость наблюдается также в сезонных ритмах развития. Приведенные данные позволяют сделать вывод, что суточная ритмика водного потока у вики, по-видимому, является эндогенной и меняется с изменением эколого-географических условий.

Суточные и сезонные ритмы развития рассматриваются как важный механизм, позволяющий организму приспособиться к постоянно меняющимся факторам среды (Ворошилов, 1960; Серебряков, 1966; Кайбияйнен, 1975а, и др.). По-видимому, ритмы жизнедеятельности растений различных видов, произрастающих в одной местности, принадлежащих к одной жизненной форме и имеющих сходный сезонный ритм развития, будут различаться незначительно, что определяется их адаптацией к временны́м закономерностям периодически меняющихся факторов внешней среды в данной местности. Показано, например, что основные параметры суточных ритмов электрокинетического тока течения и движения пасоки в стволах сосны и березы, растущих рядом, являются общими (Кайбияйнен, 1975б). Поэтому представляется, что суточная ритмика различных процессов жизнедеятельности в большинстве случаев не может быть хорошим признаком, характеризующим вид в целом. По-видимому, чтобы приблизиться к определенной временно́й характеристике вида, необходимо углублять исследования более высокочастотных ритмов. Но сезонные и суточные ритмы развития в силу их адаптационного значения представляют лучшие возможности для изучения временно́й эколого-географической изменчивости.

В заключение автор выражает искреннюю признательность Л. К. Кайбияйнену и П. В. Тихову, представившим возможность для освоения методики и проведения ряда опытов, а также Ю. В. Титову за ценные замечания при обсуждении результатов экспериментов.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. (1960). Ритм развития у растений. — Горышина Т. К. (1972). Сравнительно-географический очерк сезонных ритмов развития и фотосинтеза у травянистых растений листопадных лесов. Бот. ж., 57, 5. — Кайбияйнен Л. К. (1975а). Адаптационное значение циркадной организации потока пасоки в ксилеме древесных растений. В кн.: Вопросы адаптации растений к экстремальным условиям Севера. Петрозаводск. — Кайбияйнен Л. К. (1975б). Циркадные ритмы электрокинетического тока течения в ксилеме сосны и березы. В кн.: Вопросы лесоведения и лесоводства в Карелии. Петрозаводск. — Кайбияйнен Л. К., П. В. Тихов. (1975). Электрокинетические явления и движение пасоки в ксилеме древесных растений. В кн.: Вопросы лесоведения и лесоводства в Карелии. Петрозаводск. — Карманов В. Г., Е. П. Рябова. (1968). Прибор для регистрации относительных изменений скорости водного потока по растению. В кн.: Сб. трудов по агрономической физике, 16. Л. — Леокене Л. В. [Составитель]. (1970). Каталог мировой коллекции ВИР, вып. 63. Л. — Пономарев А. Н. (1969). О роли суточной периодичности опыления в симпатрическом видообразовании у злаков. В кн.: Вопросы антэкологии. Л. — Пономарев А. Н., Ю. Н. Прокудин. (1975). Динамическая анемофилия злаков и ее значение для таксономии и видообразования. Бюлл. МОИП, отд. биол., 80, 4. — Серебряков И. Г. (1966). Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений. Бот. ж., 51, 7. — Серебрякова Т. И. (1976). Некоторые итоги ритмологических исследований в разных ботанико-географических зонах СССР. Тр. МОИП, отд. биол., 42. — Синская Е. Н. (1948). Динамика вида. — Титов Ю. В. (1967). О некоторых подходах к изучению конкуренции растений в фитоценозах. В кн.: Сообщения по анатомии и физиологии древесных растений. Л. — Титов Ю. В. (1975). Исследование эффекта группы. I. Сезонная динамика скорости прорастания семян и рост первичного корешка *Vicia sativa* L. при одиночном и групповом произрастании. Бот. ж., 60, 9. — Тихов П. В. (1975). Суточные циклы движения пасоки по ксилеме древесных растений. В кн.: Вопросы лесоведения и лесоводства в Карелии. Петрозаводск. — Closs R. L. (1958). The heat puls method for measuring rate of sap flow in a plant stem. New Zealand J. Sci., 1, 2. — Hastings J. W., J. Aschoff,

E. Bünning, L. N. Edmunds, K. Hoffmann, C. S. Pittendrigh, A. T. Winfree. (1976). Basik features group report. Life Sci. Res. Rept., 1. — Ittner E. (1968). Der Tagesgang der Geschwindigkeit des Transpirationsstromes im stamm einer 75-jährigen Fichte. Oecol. Plant., 3, 3. — Marshall D. C. (1958). Measurement of sap flow in conifers by heat transport. Plant Phys., 33, 6. — Pittendrigh C. S. (1976). Circadian clocks: what are they? Life Sci. Res. Rept., 1. — Redshaw A. J., H. Meidner. (1970). A thermal method for estimating cotinuously the rate of flow of sap through an intact plant. Z. Pflanzenphysiol., 62, 5. — Sadler H. D., M. G. Pitman. (1970). An apparatus for the measurement of sap flow in unexcised leafy shoots. J. Exp. Bot., 21, 69. — Vieweg G. H., H. Ziegler. (1960). Thermoelektrische Registrierung der Geschwindigkeit des Transpirationsstromes. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 73, 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 XII 1976.

УДК 58.036 : 581.45 : 582.635.3

Г. Г. Шухтина, А. Язкулыев, А. Дурдыев

ТЕПЛОВАЯ ЗАКАЛКА КЛЕТОК ЛИСТЬЕВ *MORUS ALBA* L. (*MORACEAE*) В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

H. G. SHUKHTINA, A. YASKULYEV, A. DURDYEV. HEAT-HARDENING OF EPIDERMAL CELLS OF *MORUS ALBA* L. LEAVES IN NATURAL CONDITIONS

Изучалась реакция клеток листьев шелковицы белой *Morus alba* L. на действие высокой температуры воздуха. Температура листьев шелковицы в естественных условиях, как правило, ниже температуры воздуха. Показано, что клетки листьев шелковицы способны обратимо повышать свой уровень устойчивости к нагреву при действии супероптимальных температур. В условиях эксперимента подъем теплоустойчивости начинается при воздействии 32—33, в природе — 40°. Подъем теплоустойчивости клеток листьев шелковицы во время естественной тепловой закалки не связан с колебаниями содержания воды в листьях.

Среди различных приспособлений растений к существованию в условиях жаркого климата большое значение имеет способность клеток реактивно повышать свою теплоустойчивость в знойные летние дни. Это явление, названное тепловой закалкой, на протяжении ряда лет всесторонне изучается лабораторией цитофизиологии и цитоэкологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде и лабораторией цитологии растений Института ботаники АН Туркменской ССР в Ашхабаде (Александров, 1975).

Сезонные наблюдения за уровнем первичной теплоустойчивости [1] клеток у семи видов растений Туркмении выявили эффект естественной тепловой закалки, величина которого зависела от вида растений и температуры воздуха (Александров, Язкулыев, 1961; Язкулыев, 1964, 1970; Шухтина, 1965; Шухтина, Язкулыев, 1968). Среди изученных нами растений выделялась шелковица. По предварительным данным (Шухтина, 1965) у клеток листьев шелковицы, растущей в Ашхабаде, способность к естественной тепловой закалке отсутствовала. У нее в летние месяцы не были обнаружены суточные колебания теплоустойчивости клеток. В дни, когда максимальная температура воздуха не превышала 32°, первичная теплоустойчивость клеток листьев шелковицы равнялась 46.5°

---

[1] Первичная теплоустойчивость определяется при условиях, сводящих к минимуму роль деструктивного последействия и репарации (Александров, 1975). Мерой первичной теплоустойчивости может служить минимальная температура, останавливающая движение протоплазмы в клетках листьев после 5 мин прогрева. Оценка теплоустойчивости при этом производится сразу же после прекращения нагрева.

(среднее из 50 определений). В жаркие дни при колебаниях температуры воздуха от 32 до 35° уровень теплоустойчивости клеток был прежним: 46.6° (среднее из 56 определений). Измерения температуры листьев показали, что шелковица по своему тепловому режиму относится к группе «субтемпературных видов» («Untertemperaturarten» — по Lange, 1959). У шелковицы температура листьев обычно ниже температуры окружающего воздуха. При температуре 20—30° ее листья охлаждаются в среднем на 1.6°, а при температуре от 30 до 35° — на 2.9°. При дальнейшем повышении температуры эффект охлаждения снижается. Видимо, интенсивность транспирации и связанное с ней охлаждение листьев до известной степени спасают клетки листьев шелковицы от перегрева.

В связи с этим мы решили провести искусственное тепловое закаливание листьев шелковицы в широком диапазоне температур. Оно должно было показать, способны ли клетки листьев шелковицы реактивно повышать свой уровень первичной теплоустойчивости в ответ на температурное воздействие. Кроме того, мы продлили наблюдение за клетками листьев в природе, чтобы выявить их реакцию в особо жаркие дни, когда максимальная температура воздуха поднималась до 40° и выше.

В жестких условиях пустыни высокая температура воздуха сопровождается резким дефицитом влаги. Горячий сухой воздух обжигает и сушит растения. У засухоустойчивых видов обезвоживание листьев вызывает повышение уровня первичной теплоустойчивости клеток, в то время как влаголюбивые виды не реагируют на дегидратацию листьев подъемом теплоустойчивости их клеток (Завадская, Денько, 1966, 1968; Фалькова, 1973). Однако комбинированное действие обезвоживания и нагрева приводит к увеличению теплоустойчивости обеих групп растений (Завадская, Шухтина, 1971, 1974). Одним из нас (Язкулыев, 1970) было показано, что повышение первичной теплоустойчивости клеток листьев *Aristida karelinii*, произрастающего в пустыне Каракумы, во время летнего зноя является ответной реакцией на действие высокой температуры среды и не связано с колебаниями содержания воды в листьях.

Поэтому, помимо действия высокой температуры окружающего воздуха на теплоустойчивость клеток листьев шелковицы, нас также интересовали степень оводненности тканей листьев в знойные дни и возможное ее влияние на уровень первичной теплоустойчивости клеток.

Материалы и методика

Объектом изучения служили закончившие рост листья женских экземпляров шелковицы, выращиваемых на поливе в условиях Ашхабада и ст. Репетек. Исследовались первичная теплоустойчивость эпидермальных клеток листьев, реакция клеток на искусственное тепловое закаливание, оводненность листьев. Наблюдения проводились в течение нескольких вегетационных сезонов. Листья для определений срезались утром в 6—7 час. — после ночного температурного минимума — и днем в 16—17 час. — после дневного температурного максимума.

Первичная теплоустойчивость определялась по методике, разработанной в лаборатории В. Я. Александрова (1955).

Искусственное трехчасовое тепловое закаливание проводилось во влажной камере при заданных температурах. Контрольные листья находились такое же время во влажной камере при комнатной температуре. Разность в теплоустойчивости клеток опытных и контрольных листьев характеризовала величину искусственной закалки.

Для выявления естественной тепловой закалки сравнивалась теплоустойчивость клеток, измеренная в утренние и дневные часы. Тепловая закалка — состояние обратимое. Если в жаркие дни после полудня под влиянием высокой температуры воздуха наступает повышение уровня теплоустойчивости клеток, то в течение ночи происходит в той или иной мере снятие закаленного состояния. В умеренно теплые дни таких колебаний не бывает.

Оводненность листьев определяли путем взвешивания их до и после высушивания при 105° и выражали в процентах от сырого веса.

Температура листьев измерялась микроэлектротермометром, изготовленным в производственных мастерских Агрофизического института в Ленинграде.

Результаты и их обсуждение

Лето в условиях Туркмении характеризуется высокими температурами, ясным небом, сухостью воздуха и почвы. Началом лета для Ашхабада и Репетека принято считать 30 IV, когда среднесуточная температура воздуха устойчиво держится выше 20°. Абсолютный максимум достигает 48° в Ашхабаде и 50° в Репетеке. Концом лета считается 1 X. В летнее время в Туркмении температурный суточный минимум из-за ночного охлаждения поверхности земли наступает после восхода солнца, а суточный максимум — в среднем через 3 часа после полудня (Оксенич, 1962; Оксенич и др., 1962).

При изучении изменений теплоустойчивости клеток в течение любого отрезка времени очень важно отделить влияние температуры среды на уровень теплоустойчивости от влияния процессов роста. Было показано (Горбань, 1962; Фельдман, Каменцева, 1963; Шухтина, 1965, и др.), что растущие листья имеют более низкую первичную теплоустойчивость клеток по сравнению с листьями, закончившими рост. Мы провели детальное наблюдение за ростом листьев у шелковицы, выращиваемой в Ашхабаде. По нашим данным, в первой декаде мая закончили свой рост первые и вторые листья генеративных побегов. С этого времени все измерения теплоустойчивости клеток производились у выросших листьев.

Опыты по искусственному тепловому закаливанию проводили в июне и июле. Листья шелковицы срезали утром и подвергали трехчасовому тепловому закаливанию во влажной камере при температурах от 30 до 43°. Небольшие различия между июньской и июльской сериями опытов оказались недостоверными, поэтому на рис. 1 представлены средние данные обеих серий. Первое достоверное увеличение теплоустойчивости клеток происходило после воздействия 32—33°. Максимальный эффект закалки наблюдался после 42—43°. Более высокие температуры закаливания вызывали остановку движения протоплазмы в клетках листьев. Таким образом, опыты показали, что клетки листьев шелковицы способны реагировать подъемом теплоустойчивости на воздействие супероптимальных температур.

Наблюдения за колебаниями теплоустойчивости клеток листьев шелковицы в естественных условиях, особенно в жаркие дни, изменили наше представление об ее особом поведении по сравнению с рядом других изученных в Туркмении видов. На рис. 2 показаны колебания уровня теплоустойчивости клеток листьев шелковицы в утренние и послеполуденные часы на протяжении нескольких летних месяцев в Ашхабаде. В мае мы не наблюдали у шелковицы разницы между теплоустойчивостью клеток в утренние и дневные часы. Средняя максимальная температура воздуха в дни проведения наблюдений не превышала 34°. Различия в теплоустойчивости появились в июне, когда средняя максимальная температура воздуха поднялась выше 41°. В знойные дни уровень теплоустойчивости клеток после дневного температурного максимума был равен $48.3 \pm 0.5°$. Это повышение было обратимым. В течение ночи теплоустойчивость клеток снижалась до $46.6 \pm 0.1°$. В среднем в июне разница между теплоустойчивостью клеток в утренние и дневные часы составляла 1.5°. Она немного (на 0.3°) уменьшилась, но еще сохранялась в июле, когда средняя максимальная температура воздуха (в дни измерений) снизилась до 37.4°. В июле уровень теплоустойчивости клеток в утренние часы был близок к июньскому ($46.5 \pm 0.2°$), но дневной подъем теплоустойчивости клеток был меньше — он доходил до $47.7 \pm 0.6°$. Дальнейшее понижение максимальной температуры воздуха до 34.7° в августе совпало с исчезновением разницы между теплоустойчивостью клеток в утренние и дневные часы.

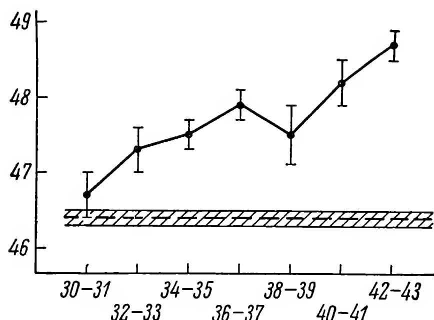


Рис. 1. Искусственная трехчасовая тепловая закалка листьев шелковицы.

По оси ординат — первичная теплоустойчивость эпидермальных клеток листьев (в °С), *по оси абсцисс* — температура закалки (в °С). *Вертикальные черточки* — 95%-е доверительные интервалы, *штриховая линия* — уровень теплоустойчивости клеток до закаливания, *заштрихованный участок* — его 95%-я доверительная зона.

Теплоустойчивость клеток листьев шелковицы, растущей в Репетеке, в послеполуденные часы в июне—июле поднималась до тех же величин, что и теплоустойчивость клеток ашхабадской шелковицы. Однако снижение теплоустойчивости клеток в течение ночи у листьев шелковицы в Репетеке по непонятным причинам было значительно меньше — на 0.4—0.5°. В силу этого достоверные колебания теплоустойчивости клеток в течение суток наблюдались лишь в июле при средней максимальной температуре воздуха 39.8°. Как и в условиях Ашхабада, колебания теплоустойчивости клеток листьев шелковицы в Репетеке исчезли в августе, когда средняя максимальная температура воздуха снизилась до 35.6°.

Чтобы убедиться в том, что обратимое повышение уровня теплоустойчивости клеток листьев шелковицы в послеполуденные часы связано с высокой температурой воздуха, мы исследовали зависимость теплоустойчивости клеток от температуры листа. Данные рис. 3 показывают, что колебания температуры листа от 15 до 40° не отражаются на уровне теплоустойчивости его клеток; температура 40° и выше вызывает подъем теплоустойчивости.

Следовательно, клетки листьев шелковицы как при искусственном, так и при естественном тепловом закаливании способны реактивно повышать уровень первичной теплоустойчивости при действии супероптимальных температур.

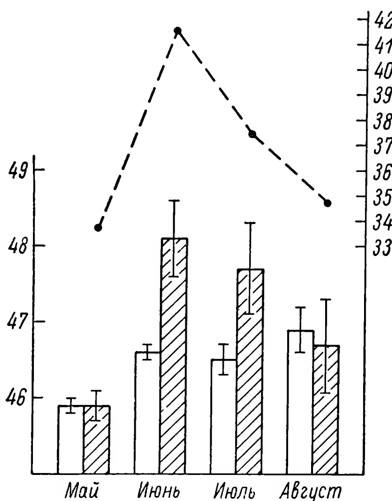


Рис. 2. Изменение теплоустойчивости клеток листьев шелковицы в утренние и послеполуденные часы на протяжении нескольких летних месяцев в условиях Ашхабада.

По оси ординат слева — первичная теплоустойчивость эпидермальных клеток листьев (в °С), *справа* — температура воздуха (в °С). *Светлые столбики* — теплоустойчивость клеток, измеренная в утренние часы; *заштрихованные столбики* — теплоустойчивость клеток, измеренная после полудня; *вертикальные черточки* — 95%-е доверительные интервалы; *штриховая линия* — средние из максимальных температур воздуха в дни данного месяца, когда проводились определения теплоустойчивости клеток.

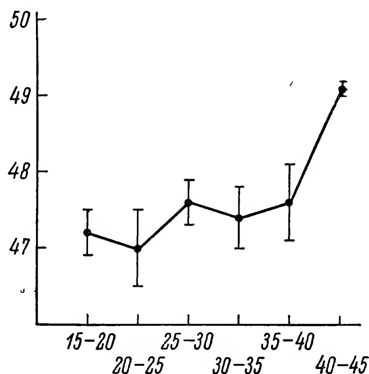


Рис. 3. Зависимость теплоустойчивости клеток листьев шелковицы от температуры листа.

По оси абсцисс — температура листа (°С); остальные обозначения, как на рис. 1.

Для выяснения влияния водного дефицита на теплоустойчивость клеток листьев шелковицы в обоих местах произрастания и возможной доли его участия в естественной тепловой закалке клеток мы проследили за колебаниями теплоустойчивости клеток листьев шелковицы и содержанием в них воды в дни с различными температурными максимумами. За период наблюдений было исследовано 170 листьев шелковицы в Ашхабаде и 113 в Репетеке. Наши измерения показали, что в июне—июле листья ашхабадской шелковицы содержали от 60.3 до 71.2% воды, а репетекской — от 61 до 68.6%. Наибольшая потеря воды, которую нам удалось наблюдать у листьев шелковицы в дневные часы в Ашхабаде, составила 6.7% при максимальной температуре воздуха 36.7°. Такая потеря воды при отсутствии закаливающей температуры воздуха не отразилась на уровне теплоустойчивости клеток. В Репетеке потеря листьями 3.9% воды в сочетании с максимальной температурой воздуха, равной 39.5°, тоже не повлияла на уровень теплоустойчивости клеток. В других вариантах опыта при более высокой максимальной температуре воздуха были еще меньшие потери воды, либо содержание воды в листьях в течение суток не менялось.

Таким образом, шелковица белая по реакции клеток листьев на температуру окружающего воздуха не отличается от других изученных видов высших растений, произрастающих на территории Туркменской ССР. Ее клетки способны обратимо повышать свой уровень устойчивости к нагреву при действии супероптимальных температур. В условиях эксперимента во влажной камере подъем теплоустойчивости начинается при воздействии 32—33°, в природе — с 40°. Подъем теплоустойчивости клеток листьев шелковицы при естественной тепловой закалке не связан с колебаниями содержания воды в листьях.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1955). Цитофизиологическая оценка различных методов определения жизнеспособности растительных клеток. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 4, экспер. бот., 10. — Александров В. Я. (1975). Клетки, макромолекулы и температура. — Александров В. Я., А. Язкулыев. (1961). Тепловая закалка растительных клеток в природных условиях. Цитология, 3, 6. — Горбань И. С. (1962). К вопросу о связи роста и чувствительности клеток к нагреву. Цитология, 4, 2. — Завадская И. Г., Е. И. Денько. (1966). Влияние обезвоживания на теплоустойчивость растительных клеток. Бот. ж., 51, 5. — Завадская И. Г., Е. И. Денько. (1968). О влиянии недостаточного водоснабжения на устойчивость клеток листьев некоторых памирских растений. Бот. ж., 53, 6. — Завадская И. Г., Г. Г. Шухтина. (1971). Влияние комбинированного действия обезвоживания и супероптимальных температур на теплоустойчивость клеток листьев засухоустойчивого ячменя. Цитология, 13, 10. — Завадская И. Г., Г. Г. Шухтина. (1974). Влияние дегидратации и высокой температуры на теплоустойчивость клеток листа засухочувствительного сорта ячменя. Цитология, 16, 8. — Оксенич И. Г. (1962). Суточный ход температуры воздуха в Туркмении. В кн.: Сб. работ ашхабадской гидрометеорологической обсерватории. 3. Ашхабад. — Оксенич И. Г., Н. С. Орловский, А. З. Пашинский. (1962). Климат Туркмении. — Фалькова Т. В. (1973). Сезонные изменения теплоустойчивости клеток высших растений в условиях субтропиков средиземноморского климата. Бот. ж., 58, 10. — Фельдман Н. Л., И. Е. Каменцева. (1963). Теплоустойчивость и холодоустойчивость клеток листа желтого гусиного лука на разных фазах развития. Бот. ж., 48, 3. — Шухтина Г. Г. (1965). Влияние температуры среды на теплоустойчивость клеток листьев *Catalpa speciosa* Warder. и некоторых других растений. Бот. ж., 50, 9. — Шухтина Г. Г., А. Язкулыев. (1968). Искусственная тепловая закалка растительных клеток с различным исходным уровнем теплоустойчивости. Цитология, 10, 1. — Язкулыев А. (1964). Повышение теплоустойчивости клеток злаков *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev. и *Arundo donax* L. в природных условиях под влиянием высокой температуры среды. В кн.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. М.—Л. — Язкулыев А. (1970). Сезонные и суточные изменения теплоустойчивости клеток, фотосинтеза и водного дефицита листа *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev. Бот. ж., 55, 7. — Lange O. L. (1959). Untersuchungen über Warmhaushalt und Hitzeresistenz mauretanischer Wusten- und Savanenpflanzen. Flora, 147, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
институт ботаники АН ТуркмССР,
Ашхабад.

Получено 13 VI 1977.

УДК 581.132 : 582.26 (265.546)

Ю. С. Карпилов, Р. И. Карташова, Э. А. Титлянов

СОСТАВ ПРОДУКТОВ ФОТОСИНТЕЗА У НЕКОТОРЫХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ЯПОНСКОГО МОРЯ

YU. S. KARPILOV, R. I. KARTASHOVA, E. A. TITLYANOV. COMPOSITION OF PHOTOSYNTHESIS PRODUCTS IN SOME MULTICELLULAR ALGAE OF THE SEA OF JAPAN

Проанализирован состав продуктов фотосинтеза у 10 представителей зеленых, красных и бурых многоклеточных водорослей. Несмотря на значительную долю (до 10%) аспарагиновой кислоты среди метящихся при 1—5-минутных экспозициях низкомолекулярных соединений, все изученные виды по кинетике продуктов фотосинтеза могут быть отнесены к C_3-растениям.

Восстановление на свету фиксированной углекислоты до уровня углеводов у всех растений осуществляется в реакциях пентозофосфатного цикла. Однако путь углерода в фотосинтезе не обязательно начинается с фиксации CO_2 рибулозодифосфаткарбоксилазой и образования 3-фосфоглицериновой кислоты (ФГК). У некоторых видов цветковых растений в цитоплазме автотрофных клеток содержится высокоактивная фосфоенолпируваткарбоксилаза, которая может фиксировать основную часть поступающей в ассимиляционную ткань углекислоты. Образующиеся при карбоксилировании фосфоенолпирувата (ФЕП) яблочная и аспарагиновая кислоты декарбоксилируются в других компартментах, после чего углекислота рефиксируется в цикле Кальвина (Black, 1973).

Дополнительный к пентозофосфатному цикл органических кислот у C_4-растений, как правило, объединяет две специализированные ассимиляционные ткани листа — мезофилл и паренхимные обкладки сосудистых пучков. Последовательная фиксация меченой углекислоты двумя карбоксилазами при «кооперативном» фотосинтезе обеспечивает характерную кинетику распределения радиоактивного углерода в продуктах. В первый период фотосинтеза C^{14} фиксированной углекислоты преимущественно сосредоточивается в яблочной и аспарагиновой кислотах, из которых он при последующем освещении переходит в фосфорилированные продукты цикла Кальвина, сахара и высокомолекулярные соединения.

По сообщению Джоши и др. (Joshi, Karckar, 1973; Joshi et al., 1974), подобная кинетика продуктов фотосинтеза прослеживается у некоторых морских многоклеточных водорослей, не имеющих характерной для C_4-растений дифференциации ассимиляционных тканей. В то же время в литературе имеются данные (Shomer-Ilan, Weisel, 1976) о стимуляции ферментов цикла C_4-дикарбоновых кислот у наземных растений хлористым натрием. Исходя из вышеизложенного, представляло интерес охарактеризовать механизм фотосинтеза у представителей различных типов многоклеточных водорослей Японского моря, вода которого имеет высокую концентрацию солей.

Материал и методика

В исследованиях, проводившихся в сентябре 1976 г., использовали зеленые, красные и бурые водоросли, растущие у о. Попова в заливе Петра Великого. Для опытов были взяты высечки (20 шт. с диаметром 1 см) из средних частей 10 талломов. Они были предварительно освещены в течение 20 мин в морской воде белым светом интенсивностью 12 тыс. лк при температуре 18° С и концентрации бикарбоната 2 ммоль. После достижения стационарного фотосинтеза (определяющегося по пропорциональному увеличению скорости фиксации $C^{14}O_2$ во времени) высечки переносили в воду, содержащую радиоактивный бикарбонат, где в тех же условиях их выдерживали в течение 15, 60, 120 и 300 с. Материал, фиксированный после экспозиции подкисленным муравьиной кислотой (3%) этиловым

спиртом (конечная концентрация 40%), растирали и экстрагировали горячими 80 и 30% растворами спирта и водой. Объединенный экстракт анализировали с помощью двухмерной хроматографии на бумаге в системах растворителей н.-бутанол : 80% муравьиная кислота : вода (75 : 13 : 12) и 80% водный фенол. Радиоактивность идентифицированных на радиоавтографах соединений и нерастворимого остатка просчитывали на установке «Протока». Проведены две серии опытов, в которых получены сходные результаты. В таблицах приведены данные одной из них.

Результаты и обсуждение

У всех изученных водорослей нерастворимый остаток, содержащий высокомолекулярные соединения, составлял при использующихся экспозициях не больше 5% общей радиоактивности стабильных продуктов,

ТАБЛИЦА 1

Распределение C^{14} среди продуктов спиртоводорастворимой фракции у разных типов водорослей

Вид	Экспозиция (мин)	Радиоактивность соединений (в %) *				
		ФГК + ФЭС	сахара	аспартат	серин + глицин	аланин
Chlorophyceae						
Ulva fenestrata	1	91.2	9.8	—	—	—
	2	78.2	16.5	3.4	1.9	—
	5	35.8	45.3	5.7	10.2	3.0
Enteromorpha linza	1	91.1	8.9	—	—	—
	2	72.8	16.3	10.9	—	—
	5	25.2	51.4	9.6	8.4	5.4
Codium fragile	1	100.0	—	—	—	—
	2	100.0	—	—	—	—
	5	77.2	10.8	2.8	7.9	1.3
Phaeophyceae						
Sargassum pallidum	1	87.3	8.8	—	3.9	—
	2	64.2	26.4	7.3	2.1	—
	5	44.3	49.1	2.7	3.9	—
Dictyopteris divaricata	1	100.0	—	—	—	—
	2	70.9	29.1	—	—	—
	5	57.4	38.9	3.5	0.2	—
Chordaria flagelliformis	1	100.0	—	—	—	—
	2	71.7	24.4	—	3.9	—
	5	47.0	45.2	1.2	6.6	—
Rhodophyceae						
Ptilota filicina	1	91.3	2.4	—	6.3	—
	2	81.4	6.4	3.1	9.1	—
	5	59.0	8.9	7.8	20.2	3.1
Grateloupia turuturu	1	100.0	—	—	—	—
	2	91.1	4.7	4.2	—	—
	5	61.6	18.4	7.5	5.6	6.9
Tichocarpus crinitus	1	82.0	18.0	—	—	—
	2	75.8	19.2	5.0	—	—
	5	60.6	25.4	6.7	7.3	—
Polysiphonia japonica	1	100.0	—	—	—	—
	2	85.0	6.7	8.3	—	—
	5	82.4	12.2	4.4	1.0	—

* Среднее из трех повторностей. Отклонения от среднего составляли 2—8%.

а в низкомолекулярной фракции после 15-секундного фотосинтеза метились только ФГК и фосфорные эфиры сахаров (ФЭС). При увеличении времени освещения радиоактивный углерод появлялся в свободных сахарах, продуктах гликолатного пути (серине, глицине и глицерате), а также в аспарагиновой кислоте (табл. 1). Однако радиоактивность аспартата не превышала 10%, и у всех видов он метился значительно позже фосфорилированных соединений. Дополнительные опыты, в которых талломы ульвы и саргассум, фотосинтезировавшие в течение 15 с в среде с $NaHC^{14}O_3$, переносили на свету в воду с нерадиоактивным бикарбонатом, показали, что фиксированный углерод переходил из фосфорилированных соединений в сахара значительно быстрее, чем он поступал в них при стационарном фотосинтезе. После 5-минутной экспозиции радиоактивность сахаров составляла у этих двух видов соответственно 83.9 и 81.5%. По-видимому, значительное снижение скорости превращений углерода у водорослей в условиях стационарного фотосинтеза по сравнению с наземными растениями связано с торможением поступления бикарбоната к местам карбоксилирования.

Хотя по скорости перехода метки в сахара отдельные виды существенно различаются, все изученные морские водоросли имеют кинетику продуктов фотосинтеза, типичную для C_3-растений, в том числе и виды из родов *Ulva*, *Enteromorpha*, *Sargassum*, представители которых, по данным Джоши и др. (Joshi, Karckar, 1973; Joshi, et al., 1974), первично фиксировали бикарбонат в C_4-кислоты.

Направленность реакций восстановления углекислоты несколько различалась у ульвы, произрастающей при различных условиях освещенности на литорали и в затемненном гроте, а также в различных участках талломов (табл. 2). Однако во всех приведенных вариантах при экспозиции 15 с радиоактивный углерод низкомолекулярной фракции был полностью сосредоточен в ФГК и ФЭС. Изменения в соотношении продуктов 5-минутного фотосинтеза у водорослей, адаптированных к различной освещенности (грот и литораль), отражали различия в интенсивности реакций гликолатного пути. В обоих случаях относительная радиоактивность аспартата была сходной. Изменения, связанные с экологическими условиями, не влияют на тип фотосинтетического углеродного метаболизма в талломах ульвы.

ТАБЛИЦА 2

Распределение C^{14} среди продуктов 5-минутного фотосинтеза *Ulva fenestrata*

	Общая радиоактивность (тыс. имп/мин · см²)	Радиоактивность соединений (%)				
		ФГК + + ФЭС	сахара	серин + + глицин	аспартат	аланин
Литораль						
Край таллома	419.1	38.4	33.5	13.7	6.0	8.4
Средняя часть таллома	359.8	46.9	26.5	16.1	3.6	6.9
Основание таллома	372.0	44.4	38.4	7.4	4.0	5.8
Грот						
Средняя часть таллома *	712.3	46.5	41.4	3.9	4.3	1.5

* Вес 20 дисков из талломов, выросших на литорали, 326 мг, а в гроте — 510 мг.

Таким образом, все изученные формы зеленых, бурых и красных водорослей Японского моря относятся к C_3-растениям. Состав и кинетика продуктов фотосинтеза у них определяются пропускной способностью восстановительных реакций цикла Кальвина и выводом из него фосфогликолата и ФГК, которые, вероятно, как и у наземных растений, являются соответственно предшественниками продуктов гликолатного пути и C_4-кислот.

ЛИТЕРАТУРА

Black C. C. (1973). Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO_2 uptake. Ann. Rev. Plant Physiol., 24, 253. — Joshi G. V., M. D. Karckar. (1973). Pathway of C^{14} O_2-fixation in marine algae. Proc. Ind. Nat. Sci. Acad., B-39, 489. — Joshi G. V., M. D. Karckar, C. A. Gowda, L. Bhosale. (1974). Photosynthetic carbon metabolism and carboxylating enzymes in algae and mangrove under saline conditions. Photosynthetica, 8, 51. — Shomer-Ilan A., Y. Weisel. (1976). Further comments on the effects of NaCl on photosynthesis in *Aeluropus litoralis*. Z. Pflanzenphysiol., 77, 272.

Институт фотосинтеза АН СССР
Пущино,
Институт биологии моря
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 12 IV 1977.

УДК 582.475 : 577.161.11.01

Е. Ф. Марковская

КАРОТИНОИДЫ РАЗНЫХ ОРГАНОВ *PINUS SYLVESTRIS* L. *(PINACEAE)*

E. F. MARCOVSKAYA. THE CAROTENOIDS OF DIFFERENT ORGANS OF *PINUS SYLVESTRIS* L. (*PINACEAE*)

Исследована динамика содержания каротиноидов в разных органах сосны в зависимости от сезонов года. Показано, что содержание каротиноидов в почках, хвое, коре и корнях различно и изменяется в течение года. Наибольшее количество каротиноидов в почках накапливается в весенний период, а в хвое и коре — зимой. Динамика содержания каротиноидов в хвое первого года жизни и многолетней различна.

Изучение пигментной системы голосеменных показало, что эти растения имеют наименее прочно связанный хлорофилл (Маслова, 1959), содержат его в минимальном количестве (Кецховели, 1975) и характеризуются низкими показателями интенсивности фотосинтеза.

В работе Алберта с сотрудниками (Alberte et al., 1976) показано, что низкая интенсивность фотосинтеза связана с особенностями организации пигментных систем хвойных. Величина отношения хлорофилл/P700, которая определяет размеры фотосинтетической единицы, у голосеменных в 1.6—3.8 раз больше, чем у покрытосеменных растений. Такое увеличение является, по мнению авторов, приспособлением вечнозеленых растений к эффективному поглощению света низкой интенсивности в течение года.

Исследованиями Кецховели (1961, 1967, 1975) установлено, что многие живые ткани древесных растений содержат хлорофиллы и каротиноиды. Зеленые пигменты в них находятся в метаболически активном состоянии.

Известно, что основная функция хлорофилла — его участие в процессе фотосинтеза. Роль желтых пигментов пока не выяснена. Широкое распространение желтых пигментов в растительном мире предполагает их многофункциональность или, наоборот, универсальность их единственной функции. Этот вопрос постоянно привлекает внимание исследователей.

Одним из возможных подходов при его изучении может быть исследование динамики каротиноидов, их фракционного состава в органах, выполняющих различные функции.

Объектом исследования были 10 деревьев сосны 12-летнего возраста, произрастающие в юго-западной части Карелии. Пробы брали в разные календарные сроки: весной (май), летом (июль), осенью (октябрь) и зимой (январь) 1974—1975 гг. Были исследованы почки, разновозрастные хвоя и кора, корни. Содержание каротиноидов изучали во вторичной коре побегов разного возраста, так как она является наиболее деятельной тканью

в структуре побега и ствола. Навеска растительного материала (в г) составляла: хвои — 0.5, коры — 2, почек — 2, корней — 10—15. В полевых условиях делали вытяжку пигментов смесью спирта с ацетоном (1 : 3), пробирку с вытяжкой герметизировали парафином. Полученную пробу хранили в холодильнике в темноте 7—10 дней при температуре +5° (предварительные опыты показали, что в течение 20 дней при таком способе хранения не происходит изменений в составе и количестве желтых пигментов). Каротиноиды разделяли методом хроматографии в тонком слое адсорбента (Корнюшенко, Сапожников, 1969). Содержание пигментов определяли на ФЭК-М 58. Повторность опытов трехкратная.

В табл. 1 приведены данные по изменению содержания каротиноидов в почках. Наибольшее их содержание наблюдается весной перед началом распускания. В этот период в почках заканчиваются процессы внутреннего роста и дифференцировки тканей, которые сопровождаются усиленным синтезом пигментов (Пийр, 1966; Оллыкайнен, Козубов, 1970; Царегородцева, Новицкая, 1973). Мы рассчитали процентное содержание отдельных каротиноидов в почках в весенний период. Оказалось, что к этому времени возрастает доля окисленных пигментов — виолаксантина и неоксантина — и уменьшается — восстановленных: каротина, лютеина, зеаксантина.

ТАБЛИЦА 1

Содержание каротиноидов * в почках сосны в разные сезоны года

	Каротин	Виолаксантин	Лютеин	Неоксантин	Зеаксантин	Сумма
Осень	6±1 29	3±1 14	9±1 42	3±1 15	0 —	21±4 100
Зима	10±2 25	4±1 10	20±2 48	3±1 7	4±1 10	41±7 100
Весна	29±3 22	27±2 22	50±4 39	17±3 13	5±1 4	128±13 100

* Здесь и в таблицах 2—3: первые строки — содержание каротиноидов в мг/г сух. в., вторые — в процентах.

После распускания почек начинается усиленный синтез каротиноидов в молодой хвое и коре, который достигает максимальных величин в зимние месяцы (табл. 2). Пигменты образуются в течение всего года, и максимальные значения в содержании разных пигментов достигаются неодновременно. Наибольшее количество виолаксантина и неоксантина в молодой хвое отмечается уже осенью, а содержание каротина, лютеина и зеаксантина продолжает увеличиваться к зиме.

Несколько иная картина получена при исследовании молодой коры. Уровень содержания виолаксантина, достигнутый летом, в последующие сезоны года не меняется; осенью наблюдается максимальное количество неоксантина, а содержание всех остальных пигментов продолжает увеличиваться до зимы. Для того чтобы оценить изменения в соотношении отдельных пигментов, в табл. 2 приведено их процентное содержание.

Соотношение между отдельными пигментами изменяется. К зиме в хвое увеличивается доля восстановленных пигментов — каротина, лютеина и зеаксантина — и снижается доля окисленных — виолаксантина и неоксантина. Аналогичные изменения в содержании пигментов происходят и в коре.

Однако следует отметить, что доля виолаксантина в общей сумме пигментов коры даже в январе остается большой. Этот факт свидетельствует о более высоком, чем в хвое, уровне фотосинтетических процессов в зимнее время.

Несколько иная зависимость изменения содержания пигментов получена при изучении многолетней хвои и коры. Данные табл. 3 показывают,

ТАБЛИЦА 2

Содержание каротиноидов в хвое и коре сосны первого года жизни в разные сезоны года

	Каротин	Виолаксантин	Лютеин	Неоксантин	Зеаксантин	Сумма
Хвоя						
Лето	51±1 22	35±3 15	102±4 44	33±2 14	10±1 5	231±11 100
Осень	95±3 27	67±1 19	139±4 39	52±2 15	0 0	353±10 100
Зима	119±8 27	17±3 4	190±7 43	42±1 5	79±2 18	447±22 100
Кора						
Лето	15±1 17	14±0 17	41±1 47	9±1 11	7±0 8	86±3 100
Осень	28±1 26	14±1 13	49±0 46	16±1 15	0 0	107±3 100
Зима	30±1 22	13±1 10	65±1 50	12±1 9	12±1 9	132±5 100

что весной, до начала активного роста растений, уровень содержания каротиноидов в многолетней хвое высок. Летом их количество уменьшается, а к зиме опять увеличивается, причем зимний уровень содержания желтых пигментов соответствует предшествующему весеннему. В многолетней коре отмечено увеличение содержания пигментов к зимнему периоду. Что касается отдельных пигментов, то летнее снижение количества каротиноидов в хвое происходит за счет значительного уменьшения содержания лютеина и зеаксантина и некоторого снижения каротина и виолаксантина. Общее увеличение количества желтых пигментов к зиме в большей степени связано с увеличением более восстановленных фракций и с уменьшением более окисленных. В многолетней коре к зиме происходит увеличение содержания каротина, лютеина и зеаксантина, содержание виолаксантина по сезонам года не меняется. В табл. 3 также приведены данные по процентному содержанию отдельных пигментов в многолетней хвое и коре.

Из таблицы видно, что летом в хвое происходит перераспределение между отдельными пигментами — увеличивается доля каротина, виолаксантина и неоксантина. К зимнему периоду снижается процентное содержание виолаксантина и увеличивается зеаксантина. В многолетней хвое также увеличивается к зиме процентное содержание каротина, лютеина и зеаксантина и снижается виолаксантина и неоксантина.

Проведенный анализ каротиноидов почек, хвои и коры сосны показал, что эти пигменты во все сезоны года находятся в метаболически активном состоянии. Увеличение содержания каротиноидов при наступлении холода является защитной реакцией растения (Лебедев, 1953; Ширяева, 1967, и др.). Однако механизм данного процесса не выяснен. Возможно, он связан с тем, что в зимний период в тканях создаются условия для восстановительных реакций (Хлебникова и др., 1963; Новицкая, 1971), которые способствуют увеличению содержания соединений изопреновой природы с ненасыщенными двойными связями.

Различия в характере изменений содержания пигментов у молодой хвои и хвои многолетней связаны с их разной ролью в общем метаболизме растения. Функция молодой хвои, особенно в начале вегетационного периода, заключается в создании собственной структуры, а многолетняя в большей степени участвует в построении органического вещества всего растения (Юшков, 1965).

ТАБЛИЦА 3

Содержание каротиноидов в многолетней хвое и коре сосны в разные сезоны года

	Каротин	Виолаксантин	Лютеин	Неоксантин	Зеаксантин	Сумма
Хвоя						
Весна	84±3 20	65±3 16	20±9 49	39±2 8	26±5 6	415±22 100
Лето	62±2 25	44±3 18	102±9 41	33±1 13	7±1 3	248±16 100
Осень	95±1 25	59±1 16	157±9 42	51±4 14	14±2 3	376±20 100
Зима	109±4 26	22±3 5	171±11 42	45±6 11	68±4 16	415±33 100
Кора						
Весна	8±2 18	6±1 13	28±2 62	2±0 5	1±0 2	46±5 100
Лето	8±1 18	8±1 18	21±2 47	6±1 13	2±0 4	45±5 100
Осень	20±1 23	11±1 13	33±1 40	21±0 24	0 0	85±3 100
Зима	21±1 22	10±1 11	44±5 47	11±2 12	8±1 8	94±10 100

Данные о снижении содержания каротиноидов в старой хвое в летний период встречаются в ряде работ (Приалгаускайте, 1962; Ширяева, 1967; Оллыкайнен, Козубов, 1967; Закман, 1969; Лукьянова, 1974). А. М. Оллыкайнен и Г. М. Козубов это связывают с перераспределением пигментов при образовании пыльцы и с периодичностью ростовых процессов, а Г. А. Ширяева — с направленностью процессов синтеза в сторону возникновения структурообразующих соединений. В работе Т. Н. Годнева с сотрудниками (1969), посвященной этому вопросу, летний минимум в содержании каротиноидов не отмечен. При неблагоприятных внешних условиях у растений, рост побегов которых начинается одновременно с началом вегетации, в процессах метаболизма участвуют не только вновь образованные продукты фотосинтеза, но и продукты распада запасных веществ (Судачкова и др., 1974). По-видимому, в ряде процессов могут принимать участие и производные молекул каротиноидов.

Для того чтобы сопоставить изученные органы растения по содержанию каротиноидов, было вычислено соотношение у них сумм каротиноидов. Количество желтых пигментов в коре в каждый сезон года приняли за единицу и соответственно рассчитали количество пигментов в хвое, почках и корнях. Эти данные приведены в табл. 4.

ТАБЛИЦА 4

Относительное содержание суммы каротиноидов в органах сосны в разные сезоны года

	Весна	Лето	Осень	Зима
Кора	1	1	1	1
Почки	2.5	0	0.2	0.3
Хвоя	8	5	3	4
Корни	0.2	0.3	0.1	0.1

Это соотношение изменяется в разные сезоны года. Весной содержание каротиноидов в хвое (в 8 раз) и в почках (в 2.5 раза) больше, чем в коре. К зиме оно несколько меняется и в хвое содержится лишь в 3—4 раза больше каротиноидов, чем в коре. Более высокий процент окисленных пигментов зимой в коре по сравнению с хвоей может быть связал с большей напряженностью окислительно-восстановительных процессов в этом органе в зимний период.

Полученные данные показали, что качественный состав каротиноидов почек, хвои и коры сосны одинаков. Различия в количестве пигментов, величине их изменений и направленности изменений в течение года, повидимому, связаны с их функциональной специализацией.

ЛИТЕРАТУРА

Годнев Т. Н., Э. В. Ходасевич, А. И. Арнаутова. (1969). О характере сезонных изменений в содержании и соотношении пигментов хвойных в естественных условиях в связи с температурой воздуха. Физиол. раст., 16, 1. — Закман Л. М. (1969). Сезонные изменения пигментов пластид в листьях некоторых местных и интродуцированных растений за Полярным кругом. Бот. ж., 54, 8. — Кецховели Э. Н. (1961). Содержание хлорофилла «а» и хлорофилла «б» в коре и древесине у некоторых древесных пород. Сообщ. АН ГрузССР, 27, 5. — Кецховели Э. Н. (1967). О фотосинтетической деятельности зеленых пластид побегов. Вестн. Груз. бот. общ. АН ГрузССР, 2. — Кецховели Э. Н. (1975). Пигменты коры и древесины. Автореф. доктор. дисс. Тбилиси. — Корнюшенко Г. А., Д. И. Сапожников. (1969). Методика определения каротиноидов зеленого листа с помощью тонкослойной хроматографии. В кн.: Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л. — Лебедев С. И. (1953). Физиологическая роль каротина в растении. — Лукьянова Л. М. (1974). Изменение содержания пигментов пластид в онтогенезе хвойных растений Хибин. В кн.: Физиология и биохимия зимостойкости древесных растений. Уфа. — Маслова Т. Г. (1959). Извлекаемость хлорофилла петролейным эфиром из листьев растений разных систематических групп. Бот. ж., 44, 1. — Новицкая Ю. Е. (1971). Особенности физиолого-биохимических процессов в хвое и побегах ели в условиях Севера. — Оллыкайнен А. М., Г. М. Козубов. (1967). Сезонная динамика пигментов пластид в хвое сосны в связи с сексуализацией побегов. В кн.: Вопросы селекции и семеноводства и физиологии древесных пород Севера. Петрозаводск. — Оллыкайнен А. М., Г. М. Козубов. (1970). Динамика содержания пигментов в репродуктивных органах и хвое сосны обыкновенной. В кн.: Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск. — Пийр Р. (1966). О годичном цикле развития почек у древесных пород. Учен. зап. Тарт. гос. унив., 185. Тр. по физиол. и биохим. раст. Докл. II республ. конф. по физиол. и генетике растений. — Приалгаускайте Л. Л. (1962). Динамика хлорофиллов «а» и «б» и каротиноидов в хвое и плодах можжевельника обыкновенного. Тр. АН ЛитССР, сер. В, 3, 29. — Судачкова Н. Е., Г. П. Семенова, Е. А. Бородина. (1974). Биохимическая характеристика хвойных пород Сибири в связи с ростом и морфогенезом. — Хлебникова Н. А., Г. А. Могилева, Е. Я. Расторгуева. (1963). Годичные изменения окислительно-восстановительных процессов в побегах хвойных растений Сибири. В кн.: Физиология древесных растений Сибири. М. — Ширяева Г. А. (1967). О динамике каротиноидов у сосен различных мест обитания. ДАН СССР, 172, 3. — Царегородцева С. О., Ю. Е. Новицкая. (1973). О состоянии пигментов в почках хвойных растений в зимне-весенний период. Физиол. раст., 20, 5. — Юшков П. И. (1965). Об углеродном питании растущих ветвей молодых сосен. В кн.: Физиология и экология древесных растений. Матер. Уральск. совещ. Тр. инст. биологии УФАН СССР, 43, Свердловск. — Alberte R. S., P. R. McClure, J. Ph. Thornber. (1976). Photosynthesis in Trees Organization of chlorophyll and photosynthesis unit size in isolated gymnosperm chloroplasts. Plant Physiol., 58.

Институт леса
Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 6 VI 1977.

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 005 : 582.263

В. М. Андреева

К ТАКСОНОМИИ РОДА *MYRMECIA* PRINTZ (*CHLOROCOCCALES, CHLOROCOCCACEAE*)

V. M. ANDREYEVA. ON THE TAXONOMY OF THE GENUS *MYRMECIA* PRINTZ (*CHLOROCOCCALES, CHLOROCOCCACEAE*)

Дана таксономическая разработка рода *Myrmecia*. На основе литературных данных проведен критический анализ всех таксонов рода. Два вида исключены из рода, шесть признаны действительными. В качестве самостоятельного вида (*M. macronucleata*) в род *Myrmecia* введен род *Pulchrasphaera* Deason.

В литературе, преимущественно зарубежной, накопился обширный материал по таксономии микроскопических зеленых водорослей, до сих пор не вошедший в полном объеме ни в один из существующих определителей. Немалое число среди описанных родов и видов приходится на долю одноклеточных и колониальных представителей почвенной флоры, которые, как известно, относятся к сравнительно слабо изученным и трудно определяемым организмам. В связи с этим возникает необходимость обобщения имеющихся данных, что даст возможность флористам пользоваться ими в повседневной работе. Нам представляется целесообразным начать публикацию сводок по отдельным родам этой группы водорослей.

Данная статья посвящена роду *Myrmecia*, объединяющему водоросли из различных местообитаний, в том числе и из почв.

Myrmecia Printz

Printz, 1920 : 13—14; Tschermak-Woess, Plessl, 1948 : 203; Bourrelly, 1966 : 134; 1972 : 134. — *Lobococcus* Reisigl, 1964 : 466; Bourrelly, 1966 : 136; 1972 : 136. — *Pulchrasphaera* Deason, 1967 : 20.

Клетки одиночные или в группах по 4—8 и более, шаровидные, эллипсоидные, яйцевидные или грушевидные, не всегда правильной формы. Оболочка тонкая или сравнительно толстая, с односторонним утолщением или без него, иногда утолщающаяся с возрастом. Хлоропласт один, стенкоположный, сплошной, рассеченный, сетчато-продырявленный или лопастной. Пиреноид отсутствует. Запасный продукт крахмал. Ядро одно, крупное, почти центральное или центральное.

Размножение зооспорами, апланоспорами [1] и автоспорами.[2] Материнские клетки зооспор, апланоспор и автоспор с односторонним утолщением оболочки или без него. Зооспоры с двумя жгутиками одинаковой длины, голые, после прекращения движения приобретающие шаровидную форму и одевающиеся оболочкой.

Тип рода. *Myrmecia globosa* Printz.

Местообитание. На коре деревьев, в талломе лишайников, в почве, на скалах.

[1] Термин «апланоспоры» используется для обозначения неподвижных дочерних клеток, которые представляют собой несостоявшиеся зооспоры.

[2] Автоспорами названы дочерние клетки, которые по своему происхождению непосредственно не связаны с зооспорами.

Распространение. СССР, Чехословакия, Австрия, Южная Африка, США.

Примечание. В первоначальном описании рода и типового вида (Printz, 1920) сведения относительно оболочек и жгутиков у зооспор полностью отсутствовали. Однако в настоящее время эти признаки считаются очень важными для установления родовых границ у одноклеточных зеленых водорослей (Starr, 1955), поэтому мы вслед за П. Буррелли (Bourrelly, 1966, 1972) сочли необходимым привести их в диагнозе рода, использовав для этой цели описания тех видов рода, для которых такие данные имеются.

Несомненно, что уточнение характеристики зооспор имеет большое значение и для *M. globosa* (тип рода). И если в дальнейшем обнаружится, что зооспоры этого вида построены по тому же типу, что и у остальных видов рода (голые и с двумя жгутиками равной длины), тогда объединение всех этих видов в один род еще раз подтвердится. Если же у *M. globosa* будет обнаружен иной тип зооспор, встанет вопрос о разделении видов *Myrmecia* на разные роды.

Австрийский альголог Г. Райзигль (Reisigl, 1964) уже писал о возможном разделении *Myrmecia* на два самостоятельных рода: собственно *Myrmecia* (с видами *M. globosa* и *M. pyriformis*) и *Lobococcus*, который объединил бы остальные виды. Такое разделение рода было бы основано на некоторых морфологических различиях этих двух групп видов. Однако, опасаясь таксономических осложнений, Райзигль пока сохранил род *Myrmecia* единым, что, с нашей точки зрения, является сейчас вполне оправданным. Но если к морфологическому своеобразию *M. globosa* при дальнейшем изучении добавится еще иной, чем у остальных видов рода, тип зооспор, тогда эти последние виды придется выделять в самостоятельный род, для которого и будет использовано предложенное Райзиглем название *Lobococcus*.

От других представителей сем. *Chlorococcaceae* род *Myrmecia* отличается следующим комплексом признаков: один стенкоположный хлоропласт, отсутствие пиреноида, голые зооспоры с двумя жгутиками одинаковой длины.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

I. Оболочка вегетативных клеток толстая, около 2 мкм, с односторонним низким коническим утолщением . . . . *M. globosa* 1.

II. Оболочка вегетативных клеток тонкая, с односторонним утолщением или без него.

1. Хлоропласт молодых клеток в виде двух округлых долей, соединенных между собой более или менее узким мостиком,[3] у взрослых клеток — с тремя и более многочисленными, часто неправильными лопастями, иногда причудливо и сложно расщепленный . . *M. incisa* 2.

2. Хлоропласт всегда в виде двух округлых, связанных перемычкой долей, у взрослых клеток иногда выстилающих изнутри почти всю оболочку клетки и представляющих собой две полусферы, соединенные между собой более или менее узким мостиком[3]; сплошной или перфорированный.

   А. Хлоропласт с неровным, слабо лопастным краем, перфорированный . . . . *M. macronucleata* 3.

   Б. Хлоропласт с ровным нелопастным краем, сплошной.

      а. Оболочка зооспорангия с односторонним утолщением . . . . *M. biatorellae* 4.

      б. Оболочка зооспорангия без утолщений.

         α. Зооспоры со стигмой . . . . *M. bisecta* 5.

         β. Зооспоры без стигмы . . . . *M. astigmatica* 6.

3. Хлоропласт глубоко чашевидный, сетчато-продырявленный . . . . *M. reticulata* 7.

---

[3] Хлоропласт такого типа может быть назван гантелевидным.

1. *Myrmecia globosa* Printz. — Табл. I, *1—18*

Printz, 1920 : 14—15, tab. 2, fig. 105—123.

Клетки одиночные, от почти шаровидных до эллипсоидных, во взрослом состоянии обычно 16—19 мкм в диам. Оболочка довольно толстая, обычно около 2 мкм толщиной, с односторонним низким коническим утолщением. Хлоропласт, выстилающий всю внутреннюю поверхность оболочки или колоколообразный, с отверстием, расположенным напротив утолщения оболочки. Ядро центральное.

Зооспоры образуются путем последовательного деления содержимого материнской клетки, удлиненно-эллипсоидные, 3.0—3.5 мкм дл., с отчетливой стигмой, освобождаются через отверстие в оболочке материнской клетки.

Местообитание. Кора дерева.

Распространение. Южная Африка, окрестности г. Дурбана.

Примечание. *M. globosa* был описан Принцем по фиксированному материалу и по сравнению с другими, позднее открытыми видами охарактеризован недостаточно полно. Так, в диагнозе вида отсутствуют сведения о жгутиках и оболочке (ее наличии или отсутствии) у зооспор. Естественно, что этот пробел в характеристике вида должен быть ликвидирован, тем более что данный вид представляет собой тип рода. В дальнейшем при изучении *M. globosa* необходимо также уточнить, всегда ли вегетативные клетки водоросли покрыты толстой оболочкой и не образует ли она наряду с зооспорами неподвижные дочерние клетки (апланоспоры или автоспоры), которые обычны для других видов рода.

От остальных видов рода *M. globosa* отличается толстой оболочкой, несущей односторонний конический вырост, и колоколообразным или полым, лишенным вырезки хлоропластом.

2. *Myrmecia incisa* Reisigl. — Табл. II, *1—24*

Reisigl, 1964 : 457—460, fig. 20—21.

Клетки одиночные, шаровидные, 3—35 мкм в диам. Оболочка тонкая, не образующая односторонних утолщений. Хлоропласт молодых клеток широкой вырезкой по середине поделен на две лопасти; с возрастом благодаря образованию глубоких боковых вырезок становящийся неправильно лопастным, расщепленным, с утолщенными (оптически более темноокрашенными) участками; местами отстающий от оболочки, нередко с тонкоскладчатым краем и эллипсоидным или линзовидным, более светлым по окраске участком на одной из лопастей. Ядро почти центральное, 8 мкм в диам., с ядрышком 2.5 мкм в диам.

Зооспоры по 64 и 128, образующиеся часто, округлые, около 3 мкм в диам., яйцевидные, 3.0—3.5 мкм дл. и 2.0—2.5 мкм шир. или веретеновидные и тогда дорзовентрально сплющенные, с корытовидным хлоропластом, со жгутиками, равными половине длины тела зооспоры; пульсирующие вакуоли не видны; красная стигма видна только у зооспор, еще не вышедших из материнской оболочки; у подвижных зооспор она в виде утолщенной, но неокрашенной точки или отсутствует. Апланоспоры по 32 или 64, 3 мкм в диам., иногда, до освобождения из материнской оболочки, с крошечными палочковидными стигмами; после освобождения соединенные вместе.

Местообитание. Почвы разных типов.

Распространение. СССР, Прибайкалье (Андреева, Сдобникова, 1975), Западный Таймыр (Дорогостайская, Сдобникова, 1973); Австрия, Центральные Эцтальские Альпы: вершина горы Белый Шар (высота 3739 м над ур. м.) (Reisigl, 1964).

Примечание. Приведенное здесь описание вида несколько изменено по сравнению с оригинальным. Изменение касается прежде всего характеристики хлоропласта, своеобразное строение которого является главной отличительной особенностью данного вида.

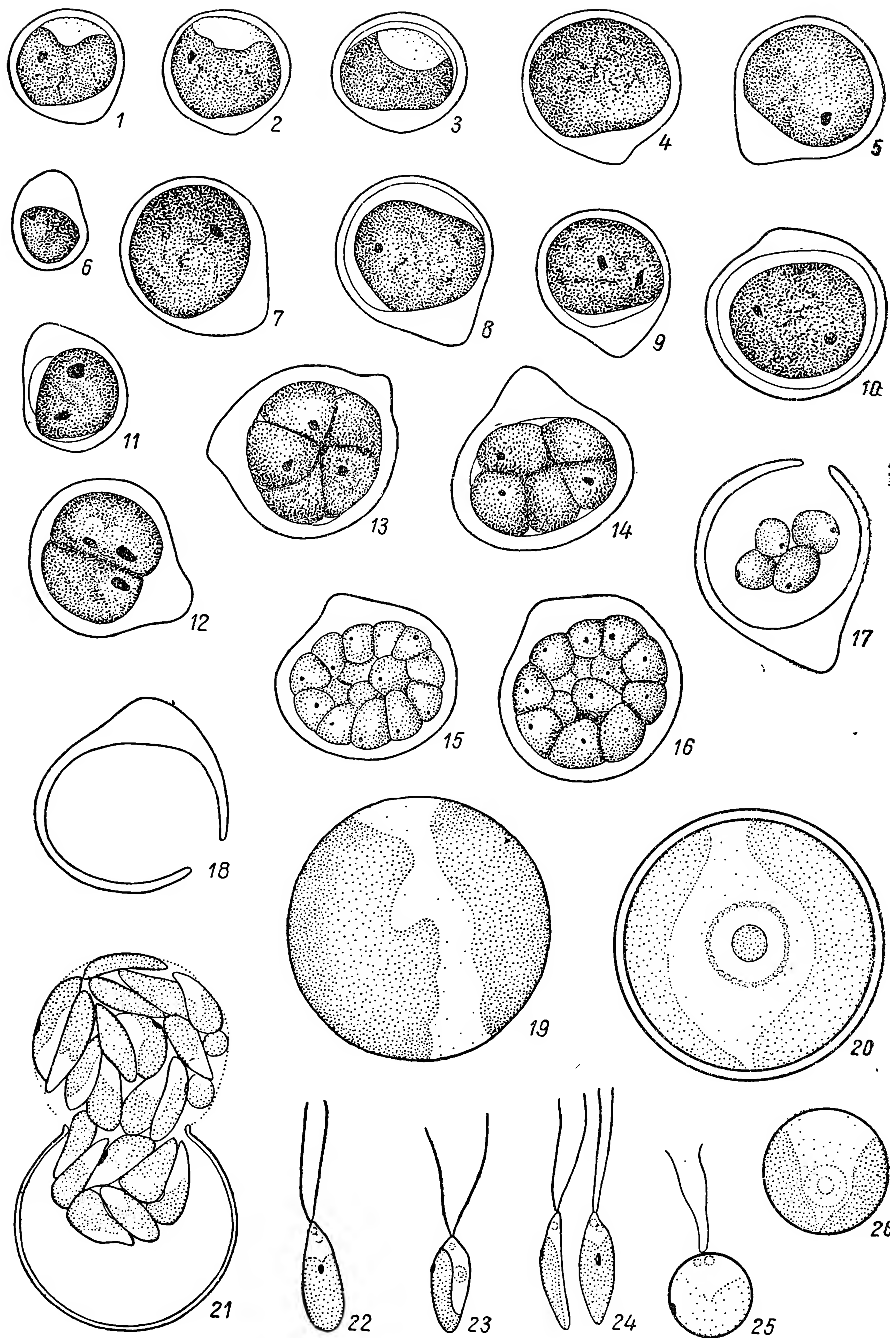


Таблица I

1—18 — *Myrmecia globosa* Printz: *1—11* — вегетативные клетки разной величины; *12—16* — различные стадии образования зооспор; *17—18* — зооспорангии, частично или полностью пустые (по: Printz, 1920); *19—26* — *Myrmecia macronucleata* (Deason) V. Andr.: *19—20* — вегетативная клетка (вид с поверхности и оптическое сечение); *21* — освобождение зооспор; *22—25* — зооспоры различной формы; *26* — молодая вегетативная клетка (по: Deason, 1967).

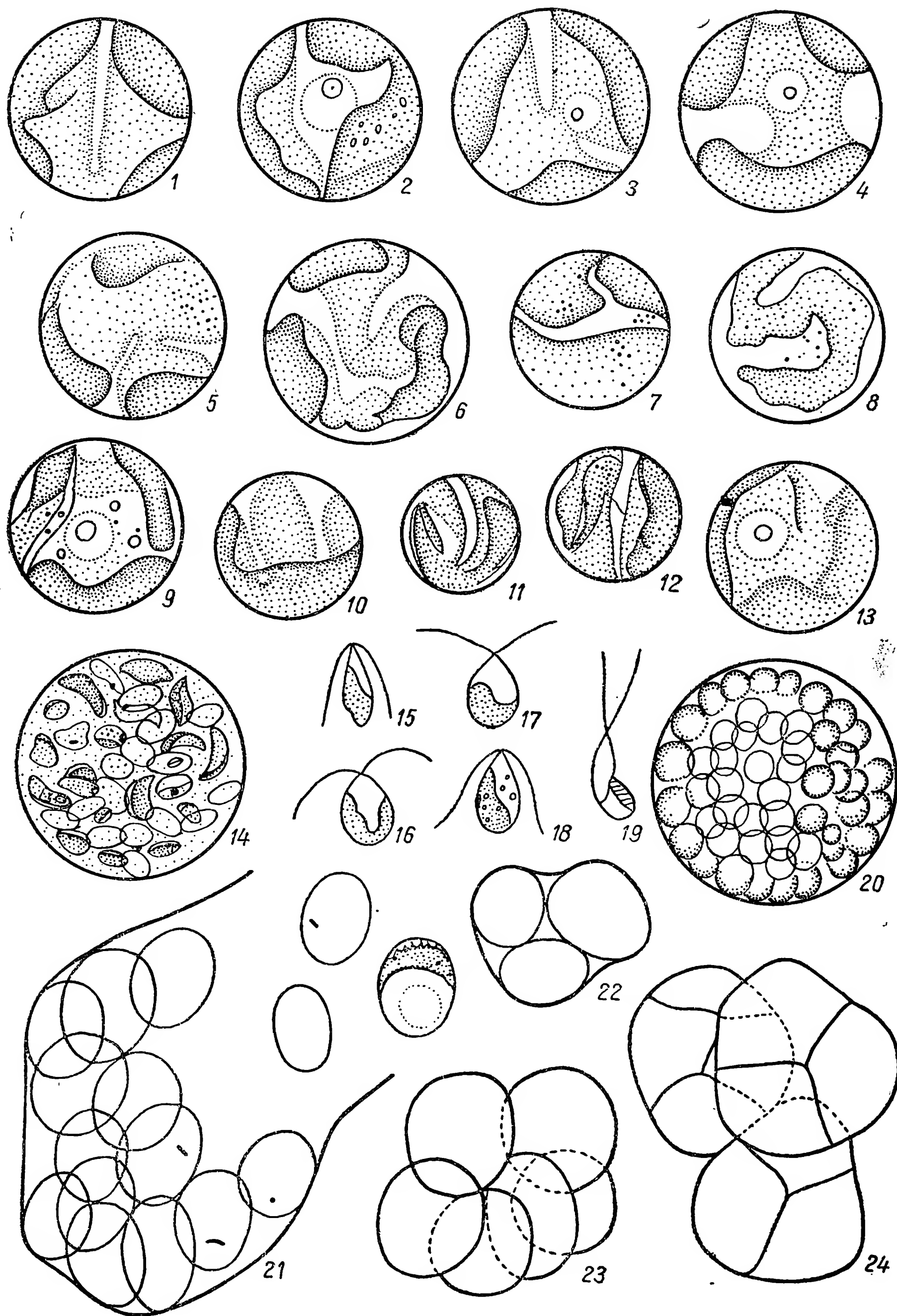


Таблица II

Myrmecia incisa Reisigl: *1—5* — клетки с лопастным хлоропластом нормальной формы; *6—13* — клетки с хлоропластом, местами утолщенным и отстающим от оболочки (*7—8* — вид с поверхности, *13* — оптическое сечение, остальные — совмещенное изображение); *14* — материнская клетка с зооспорами (зооспорангий); *15—19* — зооспоры; *20* — заторможенное образование зооспор; *21* — освобождение неподвижных дочерних клеток; *22—24* — комплексы дочерних клеток (по: Reisigl, 1964).

Согласно Райзиглю (с. 457), хлоропласт *M. incisa* горшковидный (topfförmig), в молодых клетках широкой вырезкой подразделен на две части. С ростом клетки благодаря образованию глубоких боковых вырезок он приобретает неправильно лопастную, расщепленную структуру, которую трудно описать и передать рисунком. В латинском диагнозе (с. 460) хлоропласт назван колоколообразным (campaniformis), лопастным, глубоко надрезанным. Однако ни на одной из таблиц рисунков нет клеток с типичным горшковидным или колоколообразным хлоропластом. В простейшем случае хлоропласт имеет три-четыре хорошо выраженные лопасти (табл. II, *3—5*) или весьма сложную и причудливую структуру (табл. II, *6*, *9—13*). Поэтому использование терминов «колоколообразный» или «горшковидный» применительно к хлоропласту *M. incisa* нам представляется не совсем оправданным и точным и в настоящем варианте описания вида эти определения опущены.

Наличие эллипсоидного или линзовидного, более светлого, чем весь хлоропласт, участка, расположенного на одной из лопастей, Райзигль объясняет расхождением ламелл в хлоропласте. Он также обращает внимание на необычное, с его точки зрения, поведение хлоропласта в стареющих клетках *M. incisa.* В них хлоропласт не дезорганизуется и не вакуолизируется, а сохраняется до конца в виде очень тонкого, но всегда зеленого слоя, в котором могут находиться зерна крахмала.

M. incisa размножается зооспорами, которые характеризуются большим разнообразием формы — от шаровидной до вытянутой и сплющенной в дорзовентральном направлении. Движение зооспор происходит умеренно быстро при своеобразном пошатывании и одновременном вращении вокруг продольной оси. Пульсирующие вакуоли не видны, как предполагает Райзигль, из-за очень маленьких размеров.

Кроме зооспор, *M. incisa* продуцирует неподвижные дочерние клетки, которые Райзигль назвал автоспорами. Их формирование по времени не совпадает с появлением зооспор, но напоминает замедленное образование последних. Эти клетки могут задерживаться в материнской оболочке, растягивать ее, пока она, наконец, не лопнет, но и после освобождения они часто остаются сцепленными вместе. Иногда в этих клетках видна крошечная стигма. В соответствии с последним фактом название «автоспоры» для этих клеток, на наш взгляд, является неточным. Обычно наличие стигмы у водорослей связывается с подвижными или потенциально подвижными клетками. И в данном случае речь, очевидно, должна идти о несостоявшихся зооспорах или апланоспорах. Именно под таким названием они и упомянуты здесь в описании вида.

Некоторые виды рода *Myrmecia* наряду с зооспорами и апланоспорами продуцируют еще и автоспоры (например, *M. bisecta*, *M. biatorellae*), которые образуются, как правило, в небольшом количестве — по 4—8 в одной материнской клетке. Так что и по числу (32—64) неподвижные дочерние клетки *M. incisa* не сравнимы с настоящими автоспорами, присущими данному роду водорослей.

Безусловно, происхождение неподвижных дочерних клеток *M. incisa* нуждается в уточнении, так же как и способ деления материнской клетки при образовании дочерних клеток обоих типов.

От остальных видов рода *M. incisa* отличается формой хлоропласта. Правда, хлоропласт ее зрелых клеток иногда может, видимо, напоминать хлоропласт *M. biatorellae*, если последняя развивается в талломе лишайника (Geitler, 1962, 1963). Однако между этими видами имеется еще и разница, состоящая в том, что у *M. incisa* никогда не наблюдается утолщений клеточной оболочки, столь характерных для *M. biatorellae*.

3. Myrmecia macronucleata (Deason) V. Andr. comb. nov. — Табл. I, *19—26*

Pulchrasphaera macronucleata Deason, 1967 : 20, fig. 1—15. — *Lobococcus macronucleata* (Deason) Bourrelly, 1972 : 524.

Клетки одиночные или во временных скоплениях, шаровидные или почти шаровидные, до 25 мкм в диам. Оболочка толщиной от 0.5 до 1.0 мкм, с возрастом — до 5.0 мкм. Хлоропласт в виде двух больших дольчатых и иногда перфорированных лопастей, соединенных между собой узким мостиком. Запасный продукт крахмал. Ядро до 7 мкм в диам., хорошо заметное в живых клетках.

Многочисленные зооспоры и апланоспоры образуются в результате прогрессивного деления содержимого материнской клетки. Зооспоры веретеновидные, иногда дорзовентрально сплющенные и изогнутые или шаровидные, 7.0 мкм дл. и 3.5 мкм шир., с двумя передними сократительными вакуолями и маленькой стигмой в передней части хлоропласта. Оболочка зооспорангия со слабым вздутием — местом последующего образования выходной поры.

Местообитание. Песчаные дюны.

Распространение. США, Алабама.

Примечание. Описанный Дизоном род *Pulchrasphaera* с одним видом *P. macronucleata* характеризуется тем же комплексом основных признаков, что и водоросли рода *Myrmecia*, и поэтому должен быть причислен к последнему в качестве еще одного вида.

Клетки *M. macronucleata*, согласно описанию Дизона (Deason, 1967), имеют тенденцию к слипанию, но возникновение каких-либо стойких клеточных скоплений для водоросли нехарактерно. Автором прослежено изменение толщины клеточных оболочек с возрастом культуры: в культурах до двухмесячного возраста оболочки не превышают в толщину 0.5—1.0 мкм, а в четырехмесячных культурах они могут утолщаться до 5.0 мкм.

Водоросль имеет характерный для рода и в то же время весьма своеобразный хлоропласт, который состоит из двух больших сегментов, соединенных между собой узким мостиком. Оба сегмента дольчатые по краю и иногда перфорированные. Зерна крахмала равномерно распределены по всему хлоропласту. Очень крупное и хорошо заметное в живых клетках ядро расположено в центре клетки и окружено мелкими округлыми тельцами неопределенной природы. Отчетливо видно ядрышко.

Размножение осуществляется зооспорами и апланоспорами, которые образуются путем прогрессивного деления материнской клетки. Количество дочерних клеток зависит от размера материнской клетки. На агаре в основном образуются апланоспоры. Образование зооспор легко вызывается пересевом двухнедельной культуры в жидкую среду. Клетки, перенесенные в жидкую среду после полудня, утром следующего дня уже дают зооспоры. Образование последних можно наблюдать и в течение всего дня. На оболочках материнских клеток возникает небольшое утолщение. В этом месте оболочка растворяется и через образовавшееся отверстие зооспоры освобождаются, причем все вместе, окруженные общим пузырьком. После растворения пузырька зооспоры начинают активно двигаться. Форма зооспор весьма разнообразная: каплевидная, веретеновидная, шаровидная. Иногда зооспоры сплющены в дорзовентральном направлении и изогнуты. После короткого периода подвижности зооспоры приобретают шаровидную форму, глазки и жгутики у них быстро исчезают и они превращаются в молодые вегетативные клетки.

M. macronucleata имеет хлоропласт, по форме сходный с таковым *M. biatorellae* и *M. bisecta*, но в отличие от последних он лопастной по краю и иногда перфорированный. Столь сложное строение хлоропласта до некоторой степени сближает *M. macronucleata* с *M. incisa*. Правда, у взрослых клеток *M. incisa* хлоропласт, согласно описанию (Reisigl, 1964), рассечен очень причудливо и двудольчатая структура ему уже не присуща. Кроме того, клетки *M. macronucleata* мельче и оболочка зооспорангия имеет небольшое утолщение, что никогда не наблюдается у *M. incisa*.

Следует также отметить, что *M. macronucleata* отличается от всех видов рода иным типом клеточного деления (прогрессивное) при образовании дочерних клеток.

4. *Myrmecia biatorellae* (Tschermak-Woess et Plessl) B.-Peters. — Табл. III, IV, *1—5*

Petersen, 1957 : 634; Geitler, 1962 : 41—44, fig. 1—2; 1963 : 277—280, fig. 1—4.— *Myrmecia pyriformis* Tschermak-Woess et Plessl, 1948 : 203, fig. 1—4.

Клетки одиночные или в группах по 4—8, шаровидные, эллипсоидные и грушевидные, от 2.5 до 16.0, изредка до 31.0 мкм в диам. Оболочка тонкая, часто с одним боковым утолщением. Хлоропласт во взрослых клетках выстилающий почти всю внутреннюю поверхность оболочки, глубоким вырезом разделенный почти до основания на две доли, гладкий и ровный или (обычно в талломе лишайника) трещиноватый, с утолщениями, вздутиями, складками и лопастями, часто маскирующими вырез. Запасный продукт крахмал. Ядро почти центральное, часто хорошо различимое в живых клетках.

Зооспоры и апланоспоры по 64—128, автоспоры по 4—8; дочерние клетки всех типов образуются путем последовательного деления содержимого материнской клетки. Зооспорангии с односторонним утолщением — пектиновой пробкой — в оболочке, способствующей его вскрытию и освобождению зооспор. Зооспоры грушевидные, заостренные, с одной пульсирующей вакуолью, с боковым, лежащим в задней части клетки хлоропластом, без стигмы, после прекращения движения сразу же принимающие шаровидную форму, одевающиеся оболочкой и вырастающие в одиночные клетки. Автоспоры обычно задерживаются в оболочке материнской клетки и образуют тетраэдрические или пирамидальные комплексы.

Местообитание. Гонидии лишайников.

Распространение. Нижняя Австрия, Дюрнштейн.

Примечание. Водоросль вначале была описана как *Myrmecia pyriformis* (Tschermak-Woess, Plessl, 1948), а затем была переименована в *M. biatorellae* (Petersen, 1957) по названию лишайника (*Biatorella simplex*), из которого была изолирована, в связи с тем, что в роде *Myrmecia* уже существовал вид с таким названием (Petersen, 1928).

Чермак-Воесс и Плессл детально изучили и подробно охарактеризовали свой вид. Согласно этому описанию, водоросль может существовать как в форме одиночных клеток, так и в форме четырех-, реже восьмиклеточных скоплений, имеющих правильную тетраэдрическую (в жидкой среде) или пирамидальную (на агаре) конфигурацию. Одиночные клетки своим происхождением обязаны зооспорам, а соединенные в группы — автоспорам, задержавшимся в оболочке материнской клетки.

Одиночные клетки в молодом возрасте шаровидные, затем округло-эллипсоидные и, наконец, по достижении зрелости — грушевидные или неправильно грушевидные (будущие зооспорангии). Они обычно одеты тонкой оболочкой, дающей явную реакцию на целлюлозу. Оболочки старых клеток с одним боковым утолщением.

Клеточные группы возникают из автоспор, которые надолго остаются в сильно растянутой оболочке материнской клетки. Автоспоры после завершения деления содержимого материнской клетки округляются и одеваются собственными оболочками. В процессе роста каждая автоспора вытягивается в длину по направлению радиуса материнской клетки, при этом оболочка автоспоры утолщается на той стороне, которая обращена к центру группы.

Односторонние утолщения оболочек особенно хорошо заметны у клеток, превращающихся в зооспорангии.

Способ размножения водоросли в значительной степени определяется условиями ее произрастания. В культуре при оптимальном обеспечении

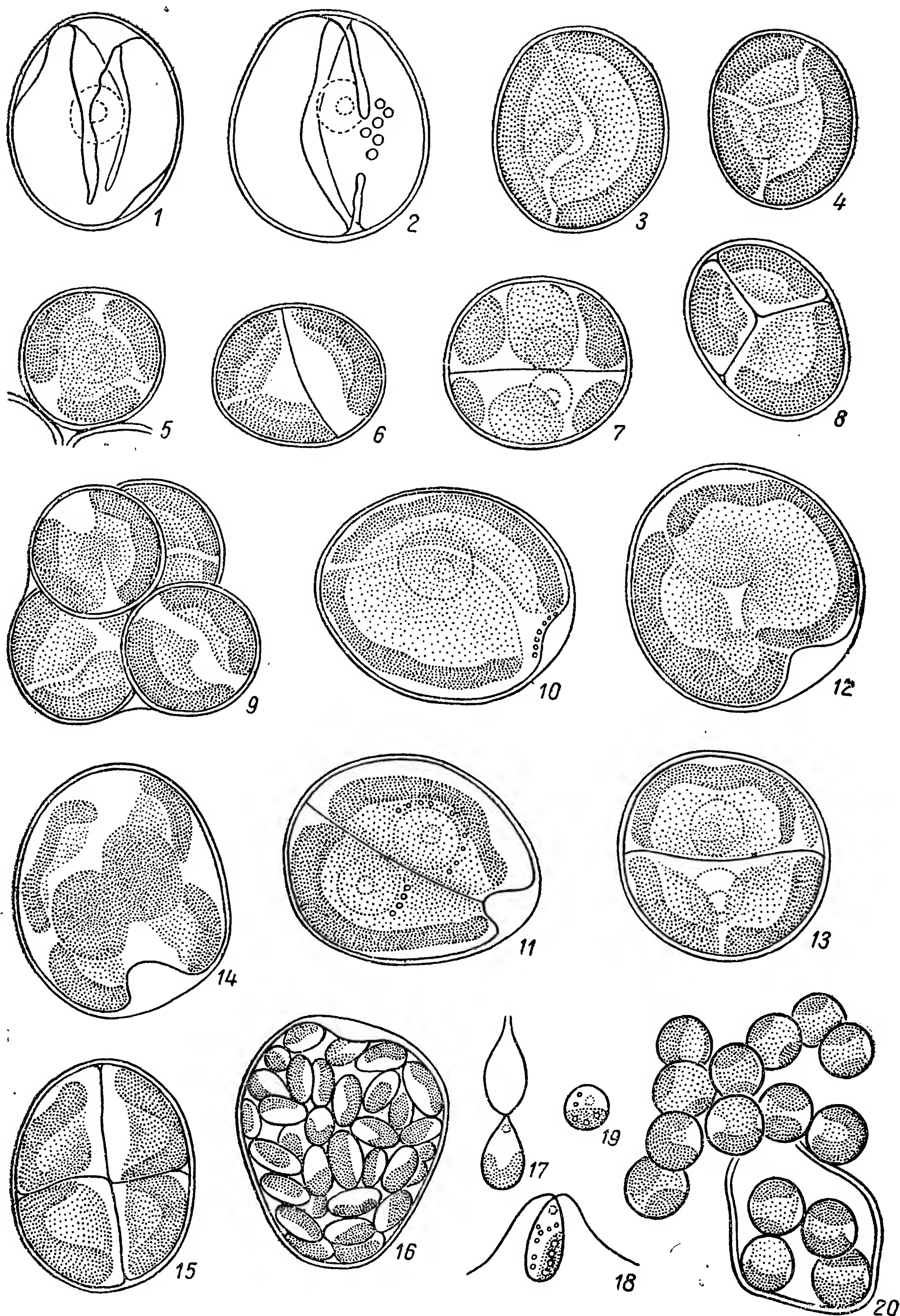


Таблица III

Myrmecia biatorellae (Tschermak-Woess et Plessl) B.-Peters.: *1—2* — вегетативные клетки; *3—9* — различные стадии образования автоспор; *10—15* — различные стадии образования зооспор; *16* — зрелый зооспорангий; *17—18* — зооспоры; *19* — остановившаяся и округлившаяся зооспора (еще видна сократительная вакуоль); *20* — зооспорангий с освободившимися и 4 оставшимися в нем зооспорами, только что прекратившими движение (по: Tschermak-Woess, Plessl, 1948).

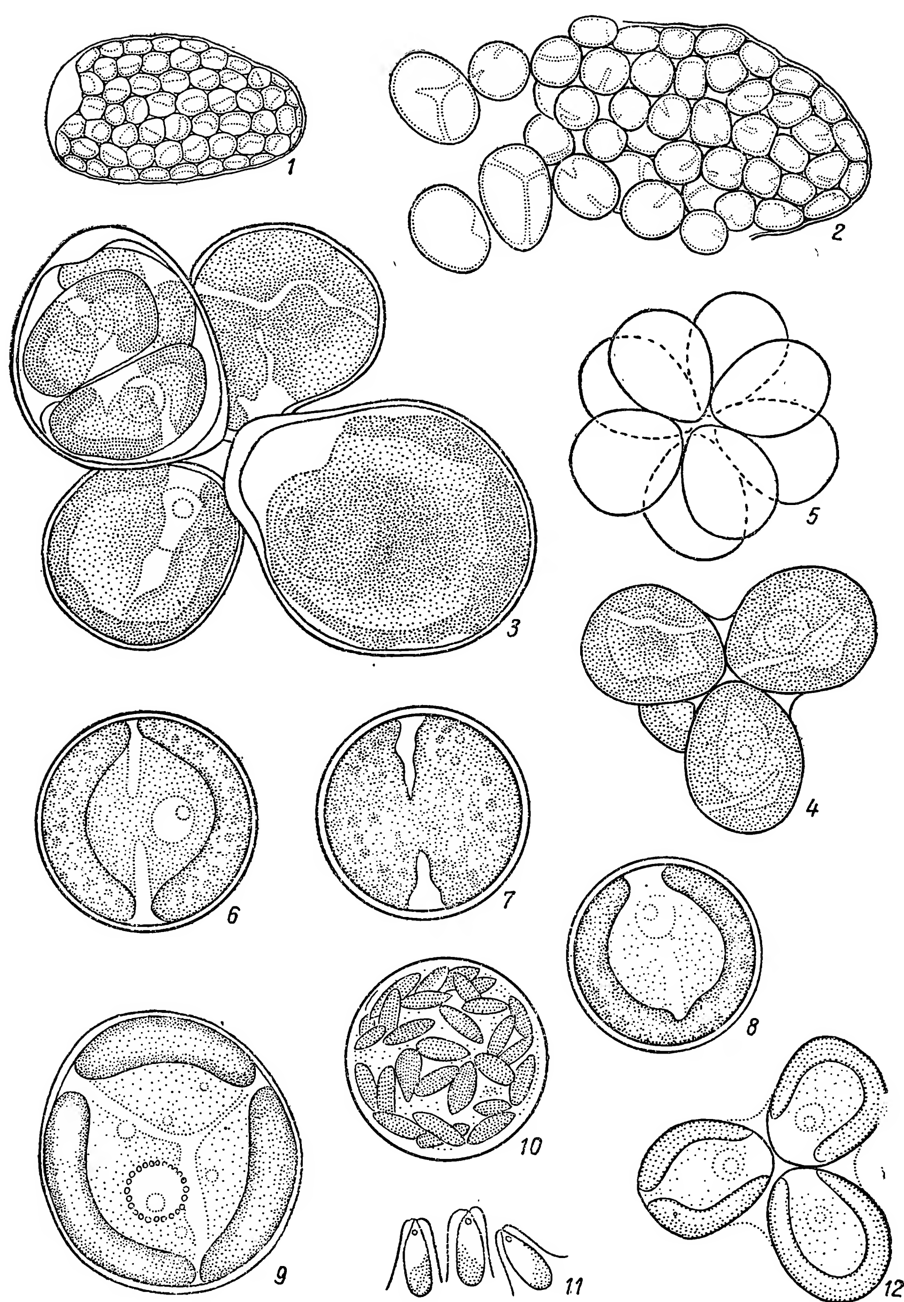


Таблица IV

1—5 — *Myrmecia biatorellae* (Tschermak-Woess et Plessl) B.-Peters.: *1* — материнская клетка с апланоспорами; *2* — освобождение апланоспор; *3* — четырехклеточная колония на агаре; *4—5* — четырех- и восьмиклеточные комплексы из жидкой среды (по: Tschermak-Woess, Plessl, 1948); *6—12* — *Myrmecia astigmatica* Vinatzer: *6—8* — вегетативная клетка (*7* — вид с поверхности, *8* — оптическое сечение); *9* — делящаяся клетка; *10* — зооспорангий; *11* — зооспоры; *12* — тетрада автоспор (по: Vinatzer, 1975).

солями размножение осуществляется преимущественно зооспорами. При менее благоприятных условиях преобладает образование автоспор. В естественных условиях, в талломе лишайника, водоросль размножается автоспорами.

Образование дочерних клеток всех типов происходит путем последовательного деления содержимого материнской клетки, но с некоторыми различиями у зооспор и апланоспор, с одной стороны, и автоспор, с другой. При формировании автоспор деление хлоропласта на 4 или 8 частей предшествует первому митозу, а при формировании зооспор деления хлоропласта, ядра и цитоплазмы следуют друг за другом и затем повторяются в той же последовательности.

Превращение вегетативной клетки в зооспорангий сопровождается возникновением пектинового слоя в оболочке, который одевает всю клетку изнутри и в основании (у соединенных в группы клеток) утолщается в виде пробки, обращенной внутрь клетки. В каждой материнской клетке образуется 64 или 128 зооспор. Путем ослизнения пектиновой пробки и создающегося в этом месте локального давления на оболочку последняя разрывается, и зооспоры, окруженные слизью, выходят на свободу. Некоторое время они лежат неподвижно, а затем начинают активно двигаться. Приблизительно через 10 мин. зооспоры останавливаются, жгутики у них исчезают, а сами они округляются, приобретают шаровидную форму и одеваются оболочками. На агаровых средах в зооспорангии превращаются лишь клетки, непосредственно соприкасающиеся со средой. Если влага имеется в достаточном количестве, зооспоры быстро освобождаются из материнской оболочки. Если влаги нет, они одеваются собственными оболочками внутри материнской, т. е. превращаются в апланоспоры. О том, что эти клетки в потенции были зооспорами, можно судить по наличию пектиновой пробки в материнской оболочке спорангия. В ходе роста этих дочерних клеток материнская оболочка сильно растягивается и, наконец, разрывается. Освободившиеся неподвижные клетки в отличие от автоспор развиваются одиночно.

Изучению *M. biatorellae* две работы посвятил Л. Гайтлер (Geitler, 1962, 1963). Он исследовал водоросли данного вида в талломе лишайника и в изолированном состоянии — в условиях культуры. Ему удалось обнаружить, что в талломе некоторых лишайников водоросли довольно сильно отклоняются от типа. Это выражается в том, что клетки теряют характерную для вида грушевидную форму и односторонние утолщения оболочек, а хлоропласт приобретает складчатую структуру, местами утолщается. Складки и утолщения часто маскируют его вырезку. Хлоропласт в итоге становится похожим на центральный звездчатый. В таких случаях правильно идентифицировать водоросль довольно трудно. После переноса водоросли в культуру типичные признаки вида обычно проявляются уже спустя две недели. Однако водоросли некоторых лишайников, например *Biatora berengeriana*, и в культуре способны к образованию складчатого хлоропласта.

Гайтлер отмечал также, что водоросли данного вида, выделенные из различных лишайников, ведут себя по-разному. Одни (из *Biatora berengeriana*) очень быстро приступают к формированию зооспор, другие (из *Psora*) в течение первых недель образуют только пирамиды автоспор (Geitler, 1963).

От остальных видов рода *M. biatorellae* отличается или наличием хорошо выраженного утолщения в оболочке зооспорангия (пектиновая пробка) или сплошным гладким хлоропластом с ровным нелопастным краем, или тем и другим одновременно.

5. *Myrmecia bisecta* Reisigl. — Табл. V, *1—22*

Reisigl, 1964 : 460—464, fig. 22—23; Desortová, 1974 : 114, 116, tab. 6, fig. 1—14.

Клетки одиночные или в скоплениях, шаровидные или изредка грушевидные, 3—25, в среднем 15 мкм в диам. Оболочка тонкая, локальные

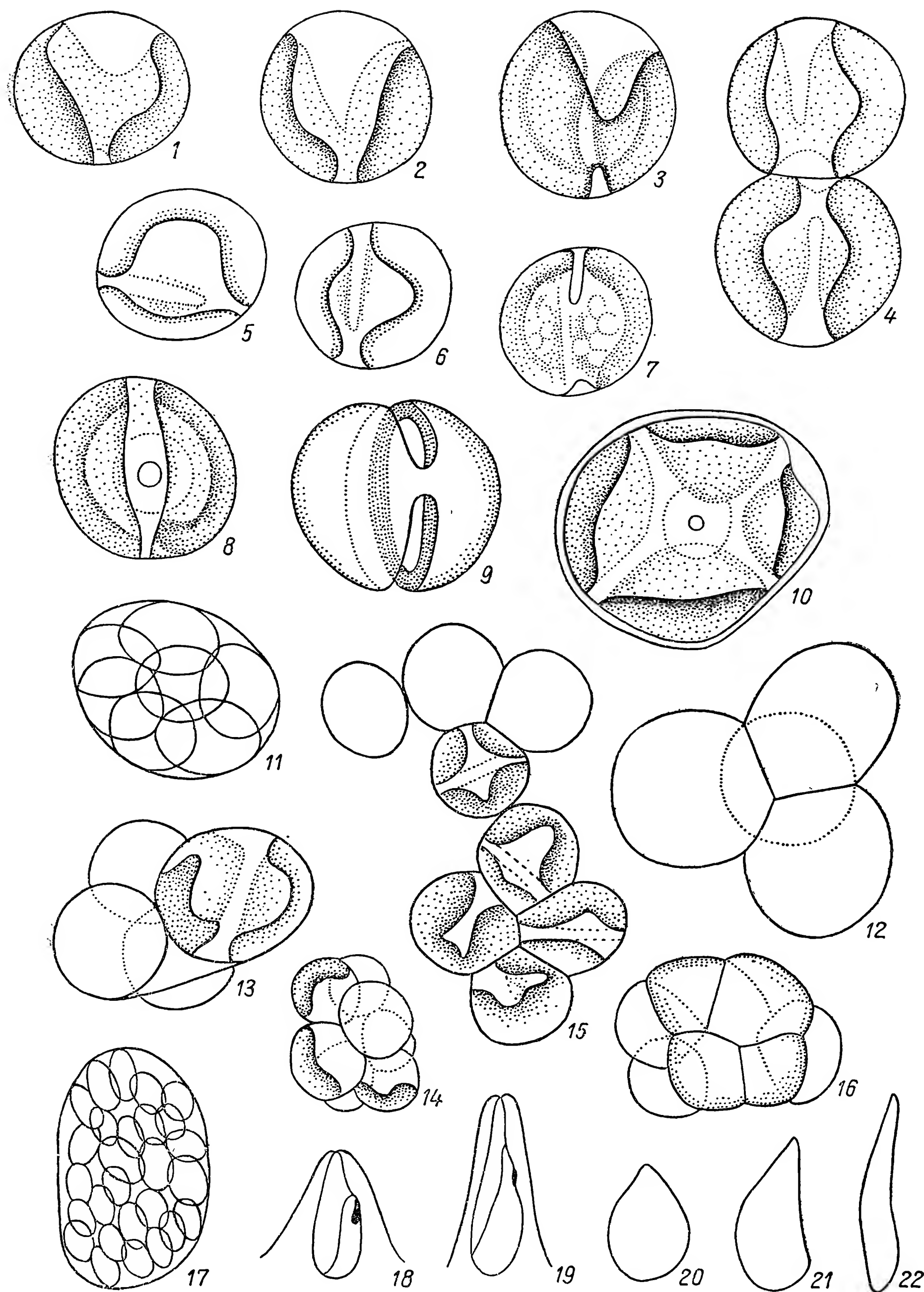


Таблица V

Myrmecia bisecta Reisigl: *1—8* — вегетативные клетки (*7* — клетка с тонкоячеистой цитоплазмой; *8* — в клетке видно ядро); *9* — модель хлоропласта; *10* — клетка с одностороннеутолщенной оболочкой; *11—12* — автоспорангии; *13—16* — комплексы автоспор; *17* — зооспорангий; *18—22* — зооспоры различной формы (по: Reisigl, 1964).

утолщения только у грушевидных клеток и автоспорангиев. Хлоропласт в молодых клетках чашевидный, выстилающий немного больше половины поверхности клетки, в оптическом сечении U-образный; во взрослых клетках относительно толстый, полый, шаровидный, разделенный прямой и узкой вырезкой на две полусферы, обычно неодинаковой величины и в основании соединенные более или менее узким мостиком. Ядро около 5.5 мкм, с ядрышком, видно отчетливо. Цитоплазма часто имеет тонкую ячеистую структуру.

Зооспоры по 16—32, образующиеся крайне редко, с быстрым и прямолинейным движением, грушевидные или узковеретеновидные, около 5 мкм дл. со стенкоположным хлоропластом, грубой стигмой, расположенной в передней части хлоропласта, со жгутиками, равными длине тела зооспоры; пульсирующие вакуоли не наблюдались. Оболочки зооспорангиев без утолщений. Апланоспоры, образующиеся наиболее часто и освобождающиеся после ослизнения оболочки материнской клетки в виде шаровидных, прочно скрепленных пакетов, в ходе роста распадающихся на неправильные агрегаты. Автоспоры по 4 или 8, образующиеся сравнительно редко, обычно длительное время соединены вместе. Автоспорангии с односторонним утолщением оболочки. Образование дочерних клеток всех типов происходит путем последовательного деления содержимого материнской клетки.

Местообитание. Почвы различных типов, скалы.

Распространение. СССР, Московская обл. (Чаплыгина, 1975, 1976), Западный Таймыр (Дорогостайская, Сдобникова, 1973); Австрия, Центральные Эцтальские Альпы (высоты 2900 и 3160 м над ур. м.) (Reisigl, 1964).

Примечание. Райзигль составил очень подробное описание своего вида, и для того чтобы передать его в наиболее полной форме, мы считаем необходимым обсудить еще раз некоторые особенности вида.

Клетки *M. bisecta* шаровидные, с тонкой оболочкой, но иногда неправильно грушевидные и тогда с локальным утолщением оболочки. Такие утолщения присущи также и оболочкам материнских клеток автоспор.

Хлоропласт взрослых клеток водоросли, как пишет Райзигль, построен очень правильно. Он представляет собой относительно толстую полую сферу, разделенную почти до основания прямыми и узкими вырезками на две полусферы. Они остаются связанными между собой более или менее узким мостиком. Так как вырезка обычно проходит не точно по центру, полусферы получаются неодинаковой величины.

Своеобразным признаком вида является тонко структурированная в виде сот центральная плазма клетки.

Как уже говорилось, автоспоры и зооспоры у *M. bisecta* образуются довольно редко. Наиболее характерной формой размножения водоросли являются неподвижные клетки, которые Райзигль, несмотря на отсутствие у них жгутиков и стигм, рассматривает как нефункционирующие зооспоры, и, следовательно, их можно называть апланоспорами, что и сделано в приведенном здесь описании вида. Так же, как и зооспоры, эти неподвижные клетки (или апланоспоры) возникают из клеток с желтоватой окраской. Их освобождение осуществляется путем ослизнения оболочки материнской клетки. После освобождения они остаются соединенными в шаровидные пакеты. В ходе роста последние распадаются на более мелкие и неправильные агрегаты.

В старых культурах преобладают комковатые скопления клеток, а также пакеты из 4—8 клеток. Хлорофилл в клетках обычно полностью разрушен, и они заполнены большими бледно-желтыми маслянисто блестящими образованиями.

По строению хлоропласта *M. bisecta* имеет явное сходство с *M. biatorellae* и *M. astigmatica*. Хлоропласт у всех трех видов выстилает почти всю клетку и разделен почти до основания узкой щелью на две части, у *M. bisecta*, правда, они неравны по величине. *M. bisecta* с *M. biatorellae* сближаются также по грушевидной форме взрослых клеток и односторон-

нему утолщению клеточной оболочки. Но если грушевидные клетки являются нормой для *M. biatorellae*, то для *M. bisecta* они, согласно замечанию Райзигля, почти исключение. К числу различий между этими двумя видами можно отнести отсутствие пектиновой пробки в оболочке зооспорангия у *M. bisecta* и присутствие ее у *M. biatorellae*.

M. bisecta отличается от *M. astigmatica* наличием стигмы у зооспор.

6. *Myrmecia astigmatica* Vinatzer. — Табл. IV, *6—12*

Vinatzer, 1975 : 223, fig. 6.

Клетки одиночные или в скоплениях, шаровидные, слегка грушевидные или яйцевидные, взрослые 15—20, редко до 25 мкм в диам. Оболочка всегда лишена одностороннего утолщения. Хлоропласт в виде двух округлых сплошных долей, соединенных между собой более или менее узким мостиком. Запасный продукт крахмал. Ядро хорошо заметно без окрашивания, с эксцентричным ядрышком, часто окруженное венцом крошечных гранул.

Зооспоры грушевидные или яйцевидные, 7—8 мкм дл. и 3—4 мкм шир. со жгутиками немного длиннее тела зооспоры, с двумя передними сократительными вакуолями, стенкоположным хлоропластом, без стигмы. Автоспоры в тетрадах, долгое время задерживаются в материнской оболочке, освобождаются путем ее разрыва или растворения (ослизнения), иногда образуют большие скопления.

Местообитание. Почва (гумус).

Распространение. Австрия, Южный Тироль, гора Пичберг.

Примечание. Приведенное здесь описание вида несколько отличается от оригинального. Это обусловлено как некоторыми неясностями последнего, так и необходимостью унифицировать терминологию в пределах всего рода. В данном случае речь идет о неподвижных дочерних клетках. Согласно исходному описанию, *M. astigmatica* размножается подвижными (зооспорами) и неподвижными дочерними клетками двух типов: тетрадами (в латинском диагнозе они названы тетраспорами) и автоспорами. Термин «тетрады», с нашей точки зрения, явно неудачный, так как он не раскрывает происхождения дочерних клеток данного типа, а говорит лишь о их взаимном расположении в материнской оболочке. Образование 4, реже 8 неподвижных дочерних клеток, кроме зооспор и апланоспор, присуще *M. biatorellae* (Tschermak-Woess, Plessl, 1948), *M. bisecta* (Reisigl, 1964) и *M. reticulata* (Tschermak-Woess, 1951). У всех этих видов данные клетки были названы автоспорами. Поэтому ради единообразия тетрады или тетраспоры Винатцера в предложенном здесь варианте описания *M. astigmatica* переименованы в автоспоры. Введение новых терминов только для одного вида нам представляется излишним.

Что же касается дочерних клеток, названных Винатцером автоспорами и полностью лишенных характеристики (даже количественной), то их природа остается совершенно неясной. При способности водоросли размножаться зооспорами и по аналогии с тремя упомянутыми видами можно предположить, что они представляют собой несостоявшиеся зооспоры, т. е. являются апланоспорами. Однако это только предположение. Очевидно, природа дочерних клеток данного типа нуждается в уточнении.

В исходном диагнозе вида также отсутствуют сведения о числе зооспор и способе клеточного деления, приводящего к образованию дочерних клеток всех трех типов. Недостаточно конкретизирована и величина хлоропласта. Перечисленные неясности могут быть устранены лишь при дальнейшем изучении представителей данного вида.

По строению вегетативных клеток, и в частности по форме хлоропласта, *M. astigmatica* сходна с *M. bisecta* и *M. biatorellae*, но от первого вида она отличается отсутствием стигмы в зооспорах, а от второго — обычно более правильной шаровидной формой клеток и отсутствием одностороннего утолщения клеточной оболочки.

7. *Myrmecia reticulata* Tschermak-Woess. — Табл. VI, *17—27*

Tschermak-Woess, 1951 : 412—419, fig. 1—2; 1969 : 167—171; Geitler, 1965 : 603—605. — *Dictyochloris reticulata* (Tschermak-Woess) Reisigl, 1964 : 466.

Клетки одиночные или соединенные по 4—8, шаровидные, 4—20, изредка до 28 мкм в диам. Оболочка всегда тонкая. Хлоропласт глубокочашевидный, сетчато-продырявленный, состоящий из пузыревидно-расширенных частей, соединенных между собой более узкими тяжами, иногда образующий выросты в полость клетки. Запасный продукт крахмал, распределенный по всему хлоропласту. Ядро центральное, хорошо заметное в живых клетках.

Зооспоры и апланоспоры по 32—64, реже по 128 или больше, автоспоры по 4—8, реже по 16; дочерние клетки всех типов образуются путем последовательного деления содержимого материнской клетки. Зооспоры веретеновидные, грушевидные или эллипсоидные, метаболичные, 6—7.5 мкм дл., с двумя раздельно выходящими жгутиками, чуть превышающими длину тела, с двумя сократительными вакуолями, с корытовидным, почти нерасчлененным хлоропластом, всегда богатым крахмалом, без стигмы; освобождающиеся из оболочки материнской клетки в слизистом шаре, после растворения слизи двигающиеся в течение 10—30 мин, затем останавливающиеся, округляющиеся и одевающиеся оболочкой.

Местообитание. Гонидии лишайников, в истечении сока конского каштана.

Распространение. Австрия, Нижняя Австрия, окрестности биологической станции Лунц; Вена.

Примечание. Приведенное здесь описание *M. reticulata* составлено на основе первоначального описания вида (Tschermak-Woess, 1951), а также двух последующих работ (Geitler, 1965; Tschermak-Woess, 1969), позволивших сделать его более полным. Содержащиеся в них сведения являются результатом наблюдений, проведенных за водорослью в талломе лишайника и в условиях культуры.

M. reticulata имеет шаровидные клетки, размер которых равен 4—20 мкм (Tschermak-Woess, 1951), максимум 24 мкм (Tschermak-Woess, 1969). По данным Гайтлера (Geitler, 1965), автоспоры от 2.2—2.6 мкм (из маленьких автоспорангиев) до 4 мкм в диам.; самые крупные спорангии — 22 мкм, чаще не более 20 мкм.

Клеточная оболочка водоросли в отличие от некоторых видов *Myrmecia* лишена односторонних утолщений и даже у старых клеток не очень толстая; она состоит из целлюлозы и пектина (Tschermak-Woess, 1951).

Самой примечательной чертой, отделяющей этот вид от всех остальных, является структура хлоропласта. Глубокочашевидный по форме[4] и сетчато-продырявленный по структуре хлоропласт может быть строго пристенным или занимать почти всю полость клетки, причем его вырезка часто не отличима от прорезей. Сеть хлоропласта состоит из пузырчато-расширенных частей, которые связаны между собой более узкими тяжами (Tschermak-Woess, 1951). В условиях культуры Чермак-Воесс (1969) наряду с типичными наблюдала крупные клетки, хлоропласт которых был сильно рассечен и состоял из относительно маленьких и раздутых участков. Иногда они давали многочисленные выросты, заполняющие всю полость клетки, за исключением той части, где расположено ядро, крупное и хорошо различимое.

По наблюдениям Чермак-Воесс (1951, 1969), *M. reticulata* размножается зооспорами и автоспорами, причем в талломе лишайника образуются исключительно автоспоры. Описывая этот вид, Чермак-Воесс (1951) отмечала, что автоспоры возникают посредством строго последовательного деления содержимого материнской клетки на 4, 8, реже 16 частей; иногда они могут долго задерживаться в материнской оболочке.

[4] Чермак-Воесс называет хлоропласт *M. reticulata* также и колоколообразным, и горшковидным.

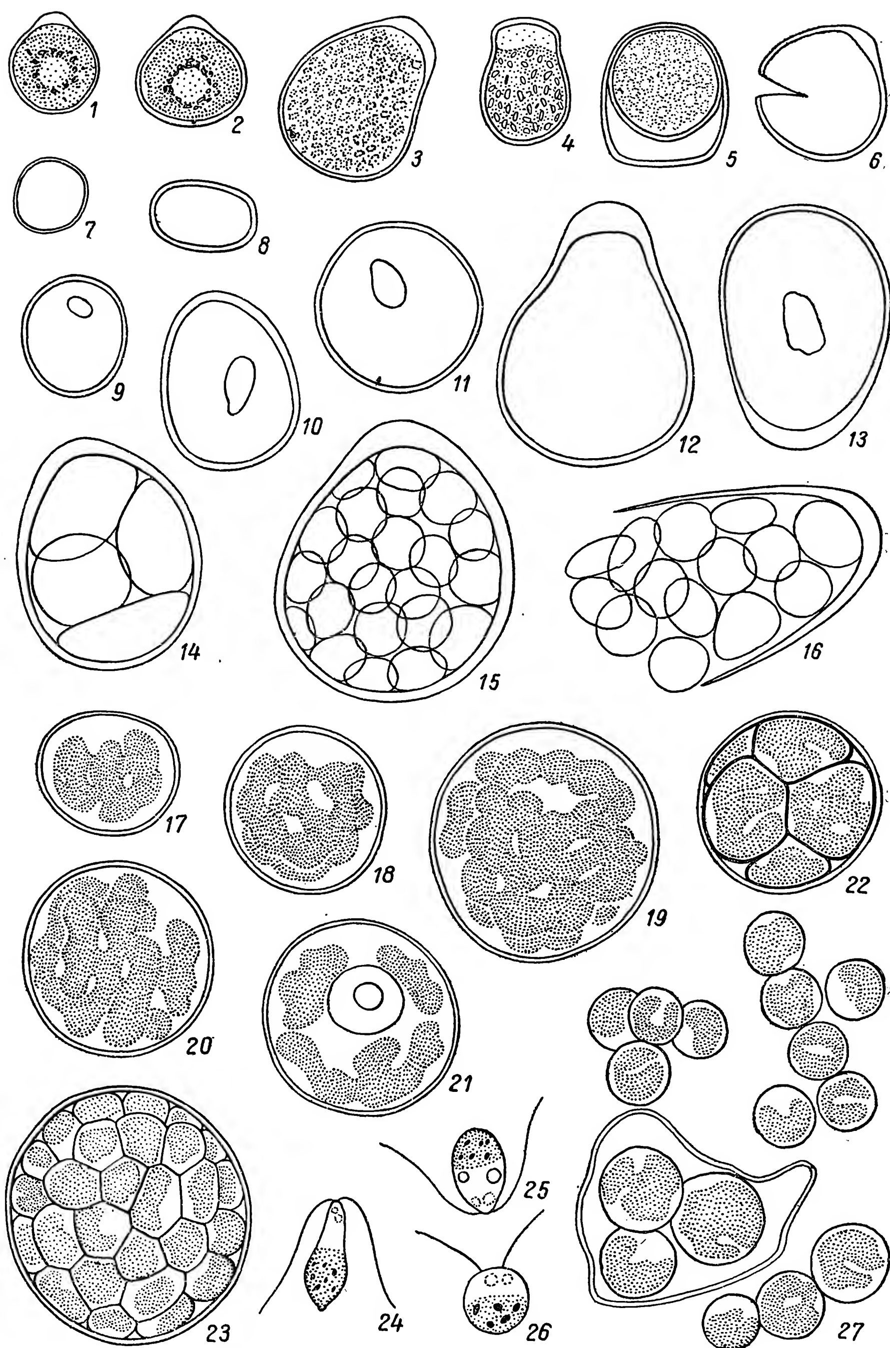


Таблица VI

1—6 — *Myrmecia aquatica* Smith: *1—4* — вегетативные клетки; *5* — клетка с апланоспорой; *6* — пустая оболочка зооспорангия (по: Smith, 1933); *7—16* — *Myrmecia pyriformis* B.-Peters.: *7—13* — вегетативные клетки; *14—16* — образование и освобождение дочерних клеток (по: Petersen, 1928); *17—27* — *Myrmecia reticulata* Tschermak-Woess: *17* — молодая клетка; *18—21* — взрослые вегетативные клетки (*18—20* — вид с поверхности, *21* — оптическое сечение); *22* — материнская клетка с восемью автоспорами; *23* — зооспорангий; *24—26* — зооспоры; *27* — зооспорангий с задержавшимися в нем дочерними клетками (по: Tschermak-Woess, 1951).

Перед образованием зооспор клетки запасают крахмал и увеличиваются в размере. Так же, как и при образовании автоспор, деление протекает строго последовательно. Обычно образуется 32—64, реже 128 зооспор. Они погружены в слизь и после разрыва материнской оболочки выходят наружу окруженные слизистым шаром. Слизь, объединяющая зооспоры, растворяется, зооспоры освобождаются и сразу же начинают двигаться. Их движение продолжается 10—30 мин. Останавливаясь, зооспоры округляются, их жгутики и сократительные вакуоли исчезают, а сами клетки одеваются оболочками (Tschermak-Woess, 1951).

Гайтлер (Geitler, 1965) изучал в культуре водоросль, изолированную из сока конского каштана, и наблюдал образование только неподвижных клеток, причем последние возникали не только по 4—16, а также по 64 и 128, а иногда и в еще большем числе. По его представлению, в этом случае речь должна идти о потенциальных зооспорах. В нашем варианте диагноза они упоминаются под названием «апланоспоры».

M. reticulata от остальных видов рода отличается сетчатым строением хлоропласта. По мнению Райзигля (Reisigl, 1964), этот признак требует переноса водоросли в род *Dictyochloris*, обладающий сетчатым хлоропластом. С возражением против переноса водоросли в род *Dictyochloris* выступила Чермак-Воесс (Tschermak-Woess, 1969). Она считает, что *M. reticulata* имеет больше сходства с водорослями рода *Myrmecia*, чем *Dictyochloris*, от которого отличается рядом признаков и в первую очередь одноядерным состоянием зрелых клеток и одинаковой длиной жгутиков у зооспор. Поэтому, с точки зрения Чермак-Воесс, *M. reticulata* целесообразнее оставить в пределах рода *Myrmecia*, во всяком случае до того времени, когда будут обнаружены другие формы родственного ей круга.

В соответствии с родовыми критериями, предложенными Старром (Starr, 1955), *M. reticulata*, безусловно, может быть выделена в новый самостоятельный род со следующими основными характеристиками: сетчатый хлоропласт без пиреноида, голые зооспоры с двумя жгутиками равной длины. Однако, возможно, Чермак-Воесс права, и с выделением нового рода стоит подождать до обнаружения новых водорослей, обладающих тем же комплексом признаков.

Виды, подлежащие удалению из рода *Myrmecia*

1. *Myrmecia aquatica* Smith. — Табл. VI, *1—6*

Smith, 1933 : 469—470, fig. 313.

Клетки одиночные, свободно плавающие, от широкоэллипсоидных до почти шаровидных, 13—15 мкм в диам. Оболочка с одним боковым утолщением. Хлоропласт центральный, массивный, простирающийся до поверхности клетки. Пиреноид отсутствует. Запасный продукт зерна крахмала, иногда многочисленные и маскирующие структуру хлоропласта.

Размножение зооспорами.

Местообитание. Искусственный водоем.

Распространение. США, Калифорния.

Примечание. Водоросль имеет центральный хлоропласт, и по этому признаку должна быть удалена из рода *Myrmecia*, объединяющего водоросли со стенкоположным хлоропластом.

Согласно описанию, водоросль лишена пиреноида, а в центре хлоропласта лежит ядро, вокруг которого располагаются зерна крахмала. Это утверждение автора нам представляется весьма спорным. Ядро у водорослей, как правило, находится в зоне, свободной от хлоропласта. А с хлоропластом обычно связан пиреноид, если таковой имеется. И в данном случае похоже, что Смит ошибся и принял пиреноид за ядро. Ядро же, очевидно, следует искать у этой водоросли в зоне, свободной от хлоропласта.

Исходя из сказанного, нам представляется необходимым дальнейшее изучение данной водоросли. Кроме выяснения вопроса о местоположении ее ядра и наличии пиреноида, необходимо также получить подробные сведения о хлоропласте, характеристику зооспор, которая в описании полностью отсутствует. Лишь при наличии этих сведений можно будет установить истинное систематическое положение водоросли.

Чермак-Воесс (Tschermak-Woess, 1951) также высказала сомнение относительно отсутствия пиреноида у данной водоросли и ее принадлежности к роду *Myrmecia*. С ее точки зрения, речь здесь скорее должна идти о водоросли, относящейся к кругу форм *Cystococcus* (= *Trebouxia*).

2. *Myrmecia pyriformis* B.-Peters. — Табл. VI, *7—16*

Petersen, 1928 : 426—428, fig. 34.

Молодые клетки шаровидные, 5 мкм в диам., или эллипсоидные, 9 мкм дл. и 5 мкм шир., взрослые клетки грушевидные, 16—24 мкм дл. и 15—20 мкм шир., прикрепленные. Оболочка молодых клеток равномерной толщины, у более взрослых и прикрепленных клеток с утолщением на конце, противоположном субстрату; синеющая от хлор-цинк-иода. Хлоропласт стенкоположный. Пиреноид имеется. Запасный продукт крахмал.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления содержимого материнской клетки и освобождаются посредством разрыва материнской оболочки.

М е с т о о б и т а н и е. На древесине.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Восточная Исландия.

П р и м е ч а н и е. Вид *M. pyriformis* был описан Петерсеном по высохшему образцу, и, видимо, поэтому его описание недостаточно полное. В частности, неохарактеризованными остались форма и строение хлоропласта. Петерсен лишь в порядке предположения назвал его стенкоположным. Практически отсутствует и характеристика дочерних клеток. Даже для Петерсена осталось неясным, обладают они способностью двигаться или нет.

M. pyriformis, обладающая пиреноидом, может быть изъята из рода *Myrmecia*, охватывающего водоросли без пиреноида. Однако установить точно, относится ли обсуждаемая водоросль к какому-либо из уже известных родов или она должна быть выделена в самостоятельный род, невозможно без ее дальнейшего изучения.

В ходе изучения водоросли необходимо выяснить конкретную форму хлоропласта, уточнить его положение в клетке, а также получить исчерпывающие сведения о способах ее размножения. В том случае, если водоросль образует зооспоры, нужно установить у них наличие или отсутствие оболочек, число и соотносительную величину жгутиков. Только при получении перечисленных сведений может быть окончательно решен вопрос о месте данной водоросли в системе одноклеточных зеленых водорослей.

ЛИТЕРАТУРА

А н д р е е в а В. М., Н. В. С д о б н и к о в а. (1975). О почвенных водорослях степных районов Прибайкалья. Нов. сист. низш. раст., 12. — Д о р о г о с т а й с к а я Е. В., Н. В. С д о б н и к о в а. (1973). Почвенные водоросли тундр Западного Таймыра. В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, 2. — Ч а п л ы г и н а О. Я. (1975). Почвенные водоросли лесного злаково-разнотравного луга и влияние скашивания на их развитие и распространение. Бот. ж., 60, 6. — Ч а п л ы г и н а О. Я. (1976). Почвенные водоросли сосновых и еловых лесов Московской области. Бот. ж., 61, 8. — B o u r r e l l y P. (1966, 1972). Les algues d'eau douce. Ed. 1 et 2. — D e a s o n T. R. (1967). *Pulchrasphaera*, a new chlorococcalen genus. J. Phycol., 3, 1. — D e s o r t o v á B. (1974). Some interesting algae from soil. Arch. Hydrobiol., Suppl. 46, H. 1. Algological studies, 10. — G e i t l e r L. (1962). Über die Flechtenalge *Myrmecia biatorellae*. Österr. Bot. Zeitschrift, 109, 1—2. — G e i t l e r L. (1963). Über Haustorien bei Flechten und über *Myrmecia biatorellae* in *Psora globifera*. Österr. Bot. Zeitschrift, 110, 2—3. — G e i t l e r L. (1965). Notizen über einige wenig bekannte Grünalgen und eine neue Chytridiale. Österr. Bot. Zeitschrift,

112, 4. — Petersen J. Boye. (1928). The Aërial Algae of Iceland. Arbejder Fra den Botaniske Have i København. 112. — Petersen J. Boye. (1957). Betreffs *Myrmecia pyriformis*. Österr. Bot. Zeitschrift, 103, 5. — Printz H. (1920). Subaërial algae from South Africa. Det Kong. Nor. Vid. Sels. Skrif., 1. — Reisigl H. (1964). Zur Systematik und Ökologie alpiner Bodenalgen. Österr. Bot. Zeitschrift, 111, 4. — Smith G. M. (1933). The fresh-water algae of the United States. — Starr R. C. (1955). A comparative study of *Chlorococcum* Meneghini and other spherical, zoospore-producing genera of the *Chlorococcales*. Ind. Univ. Publ., Sci., Ser., 20. — Tschermak-Woess E. (1951). Über wenig bekannte und Flechtengonidien. 2. Eine neue Protococcale, *Myrmecia reticulata*, als Algenkomponente von *Catillaria chalybeia*. Österr. Bot. Zeitschrift, 98, 4. — Tschermak-Woess E. (1969). Über wenig bekannte und neue Flechtengonidien. 4. *Myrmecia reticulata* — der Algenpartner in *Phlyctis argena* und seine systematische Stellung. Österr. Bot. Zeitschrift, 116, 1—5. — Tschermak-Woess E., A. Plessl. (1948). Über zweierlei Typen der sukzedanen Teilung und ein auffallendes Teilungsverhalten des Chromatophors bei einer neuen Protococcale, *Myrmecia pyriformis*. Österr. Bot. Zeitschrift, 95, 2. — Vinatzer G. (1975). Neue Bodenalgen aus den Dolomiten. Plant Syst. Evol., 123, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 IX 1977.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 581.52 (438)

Z. Wojcik. Charakterystyka siedlisk polnych na pogorzu Beskidu Niskiego metodami biologicznymi. Prace geograficzne. Instytut geografii. Polska Akademia Nauk, 1977, № 121, 1—111. **З. Вуйцик.** Характеристика полевых местообитаний в предгорьях Низкого Бескида биологическими методами, 1977

B. M. MIRKIN. *Z. WUICIK.* CHARACTERISTIK OF THE FIELD HABITATS OF LOW BESKID HILLS BY BIOLOGICAL METHODS, 1977

В последние годы агрофитоценологические исследования приобретают все больший размах, о чем свидетельствует проблематика прошедшего в Галле Международного симпозиума по агрогеоботанике (Назирова и др., 1977). Одним из центральных вопросов, обсуждавшихся на симпозиуме, была синтаксономия пашенной растительности. Флористико-социологическое направление (Westhoff, Maarel, 1973), основная цель которого — отражение во флористической композиции экологических условий, нашло в агрофитоценологии плодороднейшую почву для развития. Именно для неустойчивой во времени структуры сообщества критерий присутствия и отсутствия вида особенно удобен; при мощном развитии агротехники, способной менять реакцию почвенного раствора, режим увлажнения, обеспеченность почвы основными элементами минерального питания, особенно привлекательна перспектива оценивать современное состояние эдафотопов флористической композицией сорнополевых сообществ. При такой постановке вопроса сорные растения становятся уже не только объектами борьбы, но и ценными информаторами об условиях среды, которые могут содействовать правильному размещению культур и агротехническим мероприятиям.

Рецензируемая работа Здиславы Вуйцик — типичный образец того деривата флористико-социологического направления, которое развито геоботаниками из ГДР (Шуберт, Хильбиг, Манн), особенно плодотворно использовавшими идею эколого-социологических групп видов как индикаторов почвенных условий.

Взяв в качестве объекта сравнительно небольшой район предгорий Польских Карпат (Бескидские хребты, всего 52 км^2), который крайне слабо изучен в агрофитоценологическом отношении, исследовательница ставила задачей подтвердить возможность типизации местообитаний по данным сорной растительности, причем параллельно применила и сопоставила два метода: фитоценологических таблиц и шкалы Х. Элленберга. Ограниченность района в значительной степени компенсировалась его экологической пестротой, «вертикальным» варьированием под влиянием геологической неоднородности хребтов, высоты над уровнем моря (от 300 до 530 м), экспозиции. Экологическая емкость ландшафта увеличилась также за счет поймы Ропы и нескольких ее притоков.

Книга начинается кратким Введением (с. 7—17), в котором излагается цель исследования, описывается изученная территория, аннотируются использованные подходы и методы. Теоретическая платформа Браун-Бланке, как известно, отличается стандартизацией методов сбора и обработки материала, и потому не возникает необходимости в каждой работе вновь подробно обсуждать вопросы методики.

В первой главе (с. 17—41) содержится синтаксономический анализ собранного материала (335 геоботанических описаний), который распределен в две ассоциации Vicietum tetraspermae и Oxalido-Chenopodietum polyspermi, соответствующие зерновым и пропашным культурам. Далее также на основе флористического критерия ассоциации подразделены на субассоциации, варианты и даже подварианты. Текстовые описания каждого синтаксона дополняются синтетическими характеризующими таблицами, которые помещены в заключающем книгу разделе. Такие таблицы позволяют критически оценивать классификационную концепцию автора, соглашаться или не соглашаться с ним и при необходимости вести ревизию опубликованного им материала. Последнее вполне возможно, так как материал представляет очень небольшой район, а сам метод Браун-Бланке, как известно, характеризуется «круговостью»: после сбора нового материала или расширения района обработки синтаксономия уточняется и составляется новое приближение классификации.

Все выделенные автором единицы экологичны. Так, к примеру, субассоциации первой ассоциации Vicietum tetraspermae typicum, Vicietum tetraspermae aethusetosum cynapium, Vicietum tetraspermae papaveretosum rhoeadis тяготеют соответственно к выщелоченным буроземам, карбонатным буроземам и аллювиальным почвам долин. Аналогично идентифицированы разным эдафотопам и варианты и даже субварианты ассоциаций. Так, в наиболее массовой субассоциации Oxalido-Chenopodietum geranietosum выделены варианты с Symphytum officinale (долина Ропы, типичные бурые почвы) и Scleranthus annuus (эродированные и оподзоленные почвы). Однако четкость экологических и флористических различий субассоциаций и вариантов до некоторой степени контрастирует с разделением всего материала на две ассоциации, которые отражают систему обработки почвы и фитоценотические эффекты культурных доминантов. Работы Д. Фиалковского (см. Назирова и др., 1977) достаточно убедительно показали, что главным фактором ассоциирования видов являются все же условия эдафотопа, а не культура, и что разделение всей сорно-полевой растительности на классы Secalietea и Chenopodietea является неоправданным и не подтверждается фактическими материалами. Это, кстати, было показано также и в работах уфимских геоботаников (Ханов, 1971) и недавно вновь получило подтверждение в последней статье М. Коича (Kojic, 1976). Критический анализ таблиц показывает, что варианты ассоциаций яровых и пропашных культур, связанные с одними и теми же типами местообитаний, флористически очень близки, а характерные виды ассоциации Vicietum tetraspermae typicum (*Bromus secalinus*, *Polygonum tomentosum*, *Vicia tetrasperma*, *Vicia villosa*) или ассоциации Oxalido-Chenopoditum polyspermi (*Oxalis stricta*, *Chenopodium polyspermum*, *Lapsana communis*) встречаются с постоянством 2—3 класса, т. е. не являются достаточно надежными диагностическими критериями. Можно сказать, что они «тонут» в массе общих видов, отражающих не агротехнику, а условия экотопа. Следует при этом понимать, что Вуйцик пользовалась классическим методом сбора и обработки материала по Браун-Бланке, который недостаточно статичен, субъективен и позволяет за счет отбора типичного материала в поле и при упорядочении таблиц исключить из сбора и из обработки «нетипичные» объекты и тем самым гипертрофировать роль той или иной диагностической группы видов.

Вторая глава (с. 41—50) содержит результаты оценки пашенных местообитаний шкалами Элленберга. Автор пишет, что наиболее варьирующим показателем эдафической среды является реакция почвенного раствора (от 1.50 до 4.37 баллов, что соответствует интервалу pH от 5.75 до 7.00). Влажность изученных местообитаний часто превышает оптимальную (в основном от 2.41 до 2.70 баллов). Обеспечение азотом высокое (2.73—4.16), причем особенно благоприятные условия азотного питания складываются на карбонатных почвах. Температурные харак-

теристики (2.01—2.32) говорят о некотором недостатке тепла, что сближает предгорья Бескидских хребтов с Северной Польшей.

Третья глава (с. 50—60) — центральная в работе, так как здесь излагается ее основной результат — характеризуются 10 синтетических типов местообитаний, которые обладают сходными потенциями для земледелия. В качестве примера приведем очень краткую характеристику двух типов склоновых местообитаний.

1. Выщелоченные местообитания склонов, подстилаемых песчаниками, в посевах зерновых развивается Vicietum tetraspermae aethusetosum, в посевах пропашных — Oxalido-Chenopodietum scleranthetosum.

2. Холодные и влажные местообитания котловин, где по растительности почва оценивается как очень бедная (прямые учеты почвоведов, по мнению автора, дают искаженную, хотя и более оптимистическую оценку).

Почти половина книги (с. 61—102) — таблицы. Первые 12 таблиц содержат флористическую характеристику выделенных фитоценозов, они составлены полностью в соответствии с принципами направления Браун-Бланке (виды сгруппированы по верности разным синтаксонам).

Из таблиц очевидно, что почти все фитоценозы выделены по достаточно большому количеству описаний (свыше 10). В двух таблицах приведены флористические спектры ассоциации пропашных культур. Остальные 8 таблиц посвящены характеристике выделенных типов местообитаний, согласно результатам оценок их по Элленбергу и сопоставлению с выделенными синтаксонами. Таблица связи синтаксонов и типов местообитаний построена диагонализированно (т. е. при расположении рядом сходных строк и сходных столбцов), однако нетрудно видеть, что большинство вариантов ассоциаций показывает тенденцию к распространению в нескольких типах местообитаний, что, кстати, вполне реалистично, так как уровень связи почв и растительности значительно ниже, чем это часто принято думать. Оценка типов местообитаний по Элленбергу дана очень правильно. Вместо усредненной оценки показано распределение описаний, представляющих каждый тип местообитания, по градациям экологических факторов, выраженных в масштабе шкал Элленберга. Интервал изменений каждого фактора (влажность, обеспечение азотом, pH и т. д.) разбит на 6—7 градаций, и нетрудно видеть, какая из градаций является модой для данного типа местообитаний, а какая лежит у границ его экологического ареала. Так, два приведенных в качестве примера типа местообитания имеют следующее распределение относительных частот (в процентах): по градиенту увлажнения (интервал 1.51—3.30) 6 классов — 1, 8, 27, 45, 18, 1 и 6, 0, 18, 29, 29, 18 и по pH (интервал 1.00—4.37) 7 классов — 1, 9, 20, 51, 18, 0, 0 и 0, 6, 12, 35, 35, 12, 0.

Приведенный пример показывает, что распределение частот по классам градиентов увлажнения и pH различается недостаточно резко, и возникает мысль о желательности статистической проверки правильности ценных экологических выводов, которые делает автор. К сожалению, несмотря на явно повышенный интерес к статистическим методам, который в последние годы наблюдается среди сторонников флористико-социологического направления (см., например, уже цитированный обзор: Westhoff, Maarel, 1973), большая часть последователей Браун-Бланке по-прежнему избегает статистики и строит свои выводы только на основании интуитивных посылок. Это особенно опасно при решении таких задач, как оценка связи растительности и условий среды.

Высказанные в порядке пожелания замечания, касающиеся нецелесообразности выделения ассоциаций зерновых и пропашных культур, и сомнения по поводу статистической достоверности установленных связей между фитоценозами и типами местообитаний не могут повлиять в целом на хорошую оценку книги польского геобатаника. Написана нужная и ценная работа, еще раз проиллюстрировавшая перспективность флористического подхода в агрофитоценологии. Типология земель по данным сорно-полевой растительности может быть очень полезна

в ряде районов СССР. Советским исследователям будет полезно также перенять и опыт композиции работы. В компактной монографии практически приведен весь фактический материал, текстовая часть явно подчинена табличной, что позволяет вести аргументированные критические дискуссии. Особо интересна работа Вуйцик для геоботаников-агрофитоценологов из районов, примыкающих к Польше.

ЛИТЕРАТУРА

Н а з и р о в а З. М., Б. М. М и р к и н, Ф. М. Х а н о в. (1977). Probleme der Agrogeobotanik. Halle, 1975 (*Рец.*). Бот. ж., 62, 4. — Х а н о в Ф. М. (1971). Статистическая характеристика доминантных модификаций сорно-полевой растительности пойм Башкирского Предуралья. В кн.: Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм, Уфа. — K o j i c M. (1976). Über die syntaxonomische Gliederung segetaler Pflanzengesellschaften vom ökologischen und ökophysiologischen Standpunkt. Ber. Dtsch. bot. Ges., 89, 2—3. — W e s t h o f f V., E. van d e r M a a r e l. (1973). The Braun-Blanquet approach. In: Handbook of vegetation science. 5. Ordination and classification of vegetation.

Б. М. Миркин.

Башкирский государственный университет, Уфа.

Получено 31 V 1977.

УДК 581.132 (063)

ХРОНИКА

РАБОЧЕЕ СОВЕЩАНИЕ ПО АССИМИЛЯЦИОННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РАСТЕНИЙ ЗАПОЛЯРЬЯ

(г. Кировск Мурманской обл. 22—25 июня 1977 г.)

T. G. MASLOVA. WORKING CONFERENCE ON ASSIMILATIONAL ACTIVITY OF PLANTS OF POLAR REGION (KIROVSK, MURMANSK DISTRICT, JUNE 22—25, 1977)

Рабочее совещание по ассимиляционной деятельности растений Заполярья было организовано Всесоюзным ботаническим обществом, ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР и Полярно-альпийским ботаническим садом-институтом Кольского филиала им. С. М. Кирова АН СССР. Совещание подобного рода было организовано впервые. В нем участвовали специалисты — экологи, физиологи и биохимики растений — из Ленинграда, Кировска, Свердловска, Минска, Сыктывкара и Петрозаводска. Открыл совещание вице-президент ВБО О. В. Заленский, который во вступительном слове отметил необходимость изучения ассимиляционной деятельности растений, лежащей в основе продукционного процесса. Однако, подчеркнул докладчик, нельзя ограничиваться изучением только одного фотосинтеза, так как продукционный процесс является комплексным: он связан с дыханием, ростом и особенностями адаптации растений к неблагоприятным условиям арктического и субарктического климата.

Перед участниками совещания были поставлены две главные задачи — подведение итогов изучения ассимиляционной деятельности растений Заполярья и разработка планов дальнейших исследований. Всего было проведено четыре тематических заседания — два по фотосинтезу, одно — по пигментам и одно по дыханию.

В рамках Международной биологической программы и программы «Человек и биосфера» в нашей стране организованы систематические экспедиционные и стационарные исследования по фотосинтезу и дыханию растений в различных районах советской Арктики. На совещании были доложены итоги исследований фотосинтеза и дыхания растений, произрастающих на островах Врангеля и Вайгач, на п-ове Таймыр, в северных районах Коми АССР и на Кольском п-ове. Исследования проводились на многих видах-эдификаторах растений с учетом их происхождения.

Все докладчики и выступавшие в дискуссиях стремились внести вклад в разрешение главного вопроса — выяснения особенностей метаболизма арктических растений, позволяющих им существовать в суровых условиях Крайнего Севера.

А. Т. Мокроносов (Свердловск) подробно рассмотрел особенности фотосинтетического метаболизма арктических растений. Так, например, в составе арктической флоры пока не найдены C_4-растения, а обнаружены только C_3-растения, осуществляющие фиксацию углерода и его метаболизм по циклу Кальвина. Низкие температуры Севера как будто бы не создают условий для активной работы ФЭП-карбоксилазы — фермента первичного карбоксилирования, характерного для C_4-растений.

Растениям Арктики также присуще доминирование восстановительного типа фотосинтетического метаболизма, т. е. высокая углеводная направленность обмена. Между тем известно, что синтез сахаров повышает устойчивость растений к низким температурам.

Удивительной является способность арктических растений к фотосинтезу при отрицательных (до —5°) температурах. Для них характерна высокая степень мобилизации ассимилятов (отток является очень энергичным). Так, в августе до 90% ассимилятов передвигается из листьев в корни и стебли, а ранней весной они используются для образования новых листьев.

По мнению А. Т. Мокроносова, устойчивость арктических растений к низким температурам связана, вероятно, в первую очередь с мембранной организацией хлоропластов и цитоплазмы, может быть, — с особенностями их липидного состава или состояния мембран. Интересным было высказывание А. Т. Мокроносова о согласованности отдельных реакций фотосинтетического метаболизма арктических растений. Так, при понижении температуры от 20 до 0° уменьшается интенсивность всех основных реакций фотосинтетического метаболизма. По-видимому, такая согласованность реакций позволяет растениям выживать в стрессовых условиях.

В докладе **Т. В. Герасименко и О. В. Заленского** (Ленинград) был дан обзор литературы по фотосинтезу растений Арктики и приведены экспериментальные результаты изучения фотосинтетической деятельности растений западной части п-ова Таймыр и о. Врангеля. В качестве особенностей арктических растений докладчиками были выделены возможность круглосуточной фотосинтетической деятельности, способность ассимилировать углекислоту с высокой скоростью при отрицательных температурах и наличие широкой толерантной зоны и по температуре, и по интенсивности света.

На одном из заседаний (под председательством чл.-корр. АН СССР А. А. Шлыка, г. Минск) рассматривалось своеобразие пигментного комплекса пластид растений Арктики. При этом особое внимание было обращено на функцию каротиноидов и на возможность использования их для оценки адаптации растений к условиям освещения в высоких широтах. Докладчики (**Л. М. Лукьянова**, г. Кировск; **Е. Ф. Марковская**, г. Петрозаводск) и выступавшие в прениях (И. А. Попова, О. Ф. Попова, Т. Г. Маслова и др., г. Ленинград) отмечали необходимость совместного исследования изменений содержания хлорофилла и каротиноидов для характеристики отношения растений к свету. По мнению многих выступавших, степень светолюбия и теневыносливости растений, вероятно, можно определять по положению светового порога реакций превращения ксантофиллов, которое почти соответствует уровню светового насыщения фотосинтеза.

На последнем заседании была рассмотрена роль дыхания в продукционном процессе, а также были поставлены задачи по изучению дыхания растений при эколого-физиологических исследованиях на Севере.

В обзорном докладе **О. А. Семихатовой** (Ленинград) указывалось на важность определения границ толерантной зоны дыхания, что позволяет определить возможности выживания интродуцированных видов или сортов растений. Докладчиком отмечалась необходимость выяснения физиологической роли дыхания в продукционном процессе. В литературе сейчас условно разделяют дыхание растений на «дыхание на рост» и «дыхание на поддержание». По мнению О. А. Семихатовой, «дыхание на поддержание» у арктических растений, возможно, играет бо́льшую роль, чем у растений в умеренных широтах.

В докладе **Т. И. Ивановой** (Ленинград) были приведены интересные данные по изучению дыхания листьев 32 видов растений, произрастающих на о. Врангеля. Уровень дыхания этих растений не зависел ни от принадлежности их к определенному ареалу, ни от их фазы развития. Однако температурный диапазон дыхания арктических растений оказался значительно шире, чем у растений умеренной зоны. Т. И. Иванова сравнивала растения разных широт по критической температуре их дыхания. Оказалось, что самой низкой была критическая температура дыхания у растений Арктики.

Большой вклад в развитие исследований ассимиляционной деятельности внесли работы сотрудников Полярно-альпийского ботанического сада-института в г. Кировске. Здесь хорошо поставлена работа по изучению пигментов пластид и начаты исследования фотосинтеза растений Хибин при помощи оптико-акустического газоанализатора. Участники совещания ознакомились с этим Садом-институтом и подробно — с работой лаборатории физиологии растений.

На заключительном заседании была отмечена ведущая роль лаборатории экологии и физиологии фотосинтеза и особенно ее группы по исследованию пигментов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в организации и координации работ по фотосинтезу, дыханию и пигментам растений в высоких широтах.

Совещание наметило задачи дальнейшего развития исследований по ассимиляционной деятельности растений Севера. Так, отмечена необходимость развертывания работ по определению световых и температурных границ толерантной зоны для различных видов арктических растений и поиска методов и критериев оценки устойчивости этих растений. Важной задачей при этом является изучение механизма резистентности растений к экстремальным условиям. Признано целесообразным сосредоточить усилия на развитии исследований по фотосинтетическому и дыхательному газообмену не только в лабораторных, но и в полевых условиях. При этом должны получить развитие работы, проведенные в диапазоне температур, соответствующих среде обитания изучаемых растений. Отмечена необходимость расширения исследований роли дыхания в ростовой функции и репарационных процессах в условиях экологического стресса. Признано перспективным, учитывая уже выполненные работы, дальнейшее изучение возможностей использования пигментных характеристик (например, виолаксантинового цикла в реакциях превращения каротиноидов) для оценки отношения растений к свету. Подчеркнуто большое значение развития комплексных эколого-физиологических исследований в Арктике.

В заключительном слове О. В. Заленский от имени участников совещания выразил благодарность Полярно-альпийскому ботаническому саду-институту и Президиуму Кольского филиала АН СССР за создание условий, обеспечивших успешную работу совещания. Признано целесообразным систематическое проведение подобных совещаний через каждые 2—3 года.

Т. Г. Маслова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 IX 1977.

УДК 006.3 : 581.9 (208)

VI СЪЕЗД УКРАИНСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА (Донецк, 1—3 VI 1977)

V. S. TKACHENKO. VI CONGRESS OF THE UKRAINIAN BOTANICAL SOCIETY (DONETSK, 1—3 VI 1977)

С 1 по 3 июня 1977 г. в Донецке состоялся VI съезд Украинского ботанического общества (УБО), который подвел итоги научной и организационной деятельности Общества за пять лет, прошедших со времени проведения V съезда в 1972 г., наметил новые задачи, стоящие перед УБО — крупнейшим отрядом Всесоюзного ботанического общества, и избрал новые руководящие органы Общества.

Проведение съезда в Донецке свидетельствует о признании больших успехов ботаники в Донбассе, что обусловлено современной ориентацией на биогеоценологические и природоохранные исследования одного из наиболее многочисленных отделений УБО— Донецкого отделения (председатель Е. Н. Кондратюк, секретарь А. И. Хархота).

В работе съезда приняли участие 175 делегатов от 30 отделений и групп УБО, а также многочисленные гости.

Открытие съезда состоялось 1 июня 1977 г. в конференц-зале Донецкого ботанического сада, первая очередь которого была торжественно открыта накануне. Вступительную речь произнес президент УБО К. М. Сытник. После избрания рабочих органов с приветствием к съезду обратился секретарь Донецкого горкома партии Б. Т. Пономаренко. Затем были прочитаны приветственные телеграммы от президента ВБО А. Л. Тахтаджяна, почетного президента ВБО Е. М. Лавренко, директора Института экспериментальной ботаники АН БССР В. И. Парфенова, от ряда ботанических учреждений страны и отдельных лиц. Минутой молчания почтили делегаты и гости память украинских ботаников, ушедших из жизни за время между V и VI съездами УБО, среди них вице-президент УБО И. П. Белоконь, члены Совета и почетные члены УБО А. Н. Окснер, Е. М. Брадис, А. И. Соколовский, А. В. Манорик, А. В. Топачевский, Ф. П. Мацков, П. С. Погребняк, уполномоченный Каменец-Подольской группы УБО М. М. Круцкевич и уполномоченный Нежинской группы УБО С. А. Мулярчук.

С отчетным докладом о работе Общества за 1972—1977 гг. выступил президент УБО **К. М. Сытник.** Он отметил значительный рост числа членов УБО и его усиление в организационном отношении. В УБО за отчетный период вступили 682 человека (42.6% от общего числа членов). За этот же период было организовано 5 групп и 3 отделения УБО. Значительно выросли показатели научной и научно-популяризаторской деятельности. Все это улучшило работу общества и послужило объективным показателем усиления его авторитета среди ботаников страны. Тесная связь общества с вузами и школами и с некоторыми видами производства дает ему возможность активно участвовать в решении задач, связанных с ботаническими исследованиями, и осуществлять действительно массовую пропаганду ботанических знаний среди населения. Объем печатных изданий общества за отчетный период больше, чем за предшествовавшие 20 лет начиная со времени возобновления деятельности УБО после войны. Важным моментом в организационной деятельности УБО было проведение им или же с его помощью и при непосредственной поддержке ряда конференций, совещаний, симпозиумов, семинаров и празднований выдающихся юбилейных дат. Общество приложило немало усилий по организации и проведению в Киеве V съезда ВБО (1973 г.) и XII Международного ботанического конгресса (Ленинград, 1975 г.).

Значительная часть доклада президента УБО была посвящена научной деятельности общества и задачам ботанической науки на Украине.

Председатель Ревизионной комиссии УБО **А. Ф. Бачурина** прочитала отчет, после чего началось обсуждение отчетных докладов. В нем приняли участие П. И. Лапин, Ю. Н. Прокудин, В. А. Алексеев, В. И. Малюк, М. А. Голубец, А. Л. Бельгард, С. М. Стойко и мн. др.

Съезд открытым голосованием принял решение признать работу УБО за отчетный период удовлетворительной и утвердил отчетные доклады Президиума и Ревизионной комиссии.

Во второй половине дня 1 июня на пленарных заседаниях делегаты и гости заслушали следующие обзорные доклады по основным направлениям современной ботаники: Ю. Н. Прокудин и В. И. Чопик «Важнейшие достижения украинской советской ботаники в изучении цветковых растений»; Н. В. Кондратьева, О. Б. Блюм, И. А. Дудка «Основные итоги изучения низших растений на Украине»; А. Т. Артюшенко, Г. И. Билык, К. А. Малиновский, Ю. Р. Шеляг-Сосонко «Состояние и задачи геоботанических, палеоботанических и биогеоценологических исследований в республике»; В. П. Банникова, В. И. Малюк «Достижения цитоэмбриологических исследований на Украине»; Д. М. Гродзинский, Л. И. Мусатенко «Итоги физиологических и биохимических исследований в научных учреждениях Украинской ССР»; А. М. Гродзинский, Е. Н. Кондратюк «Достижения украинских ботаников в области интродукции и акклиматизации растений». В основу этих докладов был положен анализ современного состояния отдельных ботанических дисциплин, общая оценка материалов, вошедших в сборник трудов VI съезда УБО,[1] и основных проблем, стоящих перед ботаникой, начиная

[1] С кратким содержанием научных докладов можно ознакомиться по сборнику «VI з'їзд Українського ботанічного товариства». Киев, «Наукова думка», 1977, 364 с.

с подготовки кадров, улучшения методик, более полного и глубокого изучения систематического состава растений, прежде всего споровых, и кончая развертыванием комплексных экпериментальных работ. В обсуждении докладов приняли участие А. Л. Бельгард, В. И. Комендар, М. И. Котов, Д. А. Пакалн, С. В. Сябряй, Н. И. Соломченко, Н. А. Горин и другие делегаты.

К. М. Сытник, подводя итоги первого дня работы съезда, отметил высокую активность делегатов. Он вычленил и сформулировал ряд положений, которые были высказаны при обсуждении, и предложил внести их отдельными пунктами в резолюцию съезда.

Утром 2 июня был заслушан доклад **Е. Н. Кондратюка** «Современные проблемы охраны природной среды в высокоиндустриализованных районах УССР», в котором были даны общая характеристика и обзор итогов комплексного изучения антропогенного влияния на растительный покров и закономерностей формирования техногенных ландшафтов Донбасса, а также рассказано о поисках путей оптимизации природной среды в условиях индустриализованных районов УССР. Докладчик разъяснил задачи, стоящие перед промышленной ботаникой всех ботанических учреждений в Донбассе, Приазовье и Среднем Приднепровье.

Программный доклад по актуальным вопросам систематики растений прочитали **Н. В. Кондратьева и В. И. Чопик.** Они указали на необходимость еще более глубокого изучения флоры УССР и разработки внутривидовой систематики наиболее важных ее представителей. Особое внимание уделено развитию наиболее современного направления экспериментальной систематики (биосистематики), синтезирующей сведения по биогеографии, экологии, генетике и ряду других дисциплин.

Доклад, посвященный перспективам развития исследований в области низших растений, прочитали **О. Б. Блюм и И. А. Дудка.** Докладчики подчеркнули недостаточную изученность флоры низших растений и кратко охарактеризовали наиболее важные задачи, которые предстоит решить в ближайшем будущем в области альгологии, микологии, лихенологии и бриологии.

Эти доклады вызвали оживленную дискуссию. В ней приняли участие многие делегаты съезда (Д. Н. Доброчаева, А. М. Матвиенко, М. В. Клоков, М. И. Котов, К. И. Сытник, П. А. Трибун, И. И. Погребняк, А. В. Гордецкий, В. С. Цыбулько и др.), в целом поддержавшие высказывания докладчиков о необходимости поднять на более высокий уровень теоретические разработки, о целесообразности организации комплексных исследований, об улучшении гербарного дела и издательской деятельности, подготовки ботанических кадров, о концентрации усилий на решении вопросов, связанных с запросами народного хозяйства, об образовании сети ботанических садов в республике и т. п.

Ученый секретарь Всесоюзного ботанического общества В. А. Алексеев подробно информировал о порядке работы и о программе очередного VI съезда ВБО (Кишинев, 1978 г.) и ответил на многочисленные вопросы.

Последнее пленарное заседание было посвящено организационным вопросам. Открытым голосованием съезд избрал почетными членами Украинского ботанического общества президента ВБО А. Л. Тахтаджяна и некоторых известных деятелей ботанической науки на Украине — М. Я. Зерову, А. Л. Лыпу, Н. И. Рубцова, В. У. Дырдовского и А. М. Матвиенко. Далее тайным голосованием съезд единогласно переизбрал К. М. Сытника президентом УБО на новый срок и избрал Совет и Ревизионную комиссию УБО.

В состав Совета вошли представители всех отделений и групп УБО: А. Т. Артюшенко, В. П. Банникова, А. Ф. Бачурина (Киев), А. Л. Бельгард (Днепропетровск), В. И. Билай, Г. И. Билык, О. Б. Блюм, М. Ф. Бойко, П. А. Власюк (Киев), Т. Д. Водопьянова, В. Н. Голубев (Симферополь), М. А. Голубец (Львов), А. В. Гордецкий (Киев), И. И. Гордиенко (Нежин), И. М. Григора, А. М. Гродзинский, Д. М. Гродзинский (Киев), И. Г. Дерий (Черкассы), Я. П. Дидух (Киев), И. А. Добровольский (Кривой Рог), Д. Н. Доброчаева (Киев), Т. В. Догадина (Харьков), И. А. Дудка (Киев), С. В. Зелинка (Тернополь), М. Я. Зерова, С. Н. Зиман, С. И. Ивченко, Г. М. Илькун (Киев), Р. Я. Исаева (Ворошиловград), С. И. Ковальчук (Каменец-Подольск), М. В. Клоков (Киев), В. И. Комендар (Ужгород), Е. Н. Кондратюк (Донецк), А. С. Лазаренко (Львов), В. Ф. Лапчик, А. Л. Лыпа (Киев), В. П. Лысенко (Харьков), П. В. Литвак (Житомир), М. Ф. Макаревич (Киев), В. Р. Маслова (Ворошиловград), К. А. Малиновский (Львов), В. И. Малюк, Н. П. Масюк (Киев), А. М. Матвиенко (Харьков), Т. А. Мережко, Л. И. Мусатенко, В. К. Мякушко (Киев), Д. А. Пакалн (Лубны), И. И. Погребняк (Одесса), Ю. Н. Прокудин (Харьков), М. Л. Рева (Донецк), В. Н. Самородов (Полтава), И. И. Сикура, Л. В. Смык, К. М. Сытник (Киев), С. М. Стойко (Львов), Е. Г. Судьина (Киев), В. А. Сурков (Херсон), В. П. Тарабрин (Донецк), Ф. К. Тихомиров, Г. В. Ткаченко (Одесса), В. С. Ткаченко (Киев), А. П. Травлеев (Днепропетровск), С. П. Черевко (Мелитополь), В. И. Чопик, Ю. Р. Шеляг-Сосонко (Киев), Ф. Л. Щепотьев (Донецк), Е. Л. Кордюм, М. И. Котов (Киев), М. Г. Курдюк (Аскания-Нова).

В состав Ревизионной комиссии УБО были избраны: А. Ф. Бачурина, М. Ф. Бойко (Киев), И. И. Гордиенко (Нежин), Е. Д. Ермоленко (Харьков), М. Ф. Смицкая, Э. З. Коваль (Киев) и С. М. Стойко (Львов).

На первом заседании Совета УБО был избран руководящий состав общества: Президиум Совета УБО, вице-президенты, ученый секретарь и казначей.

В состав Президиума Совета УБО вошло 27 человек: В. П. Банникова, В. И. Билай, Г. И. Билык, О. Б. Блюм, М. Ф. Бойко, А. М. Гродзинский, Д. М. Гродзинский, Д. Н. Доброчаева, И. А. Дудка, С. Н. Зиман, С. И. Ивченко, Е. Н. Кондратюк, Е. Л. Кордюм, М. И. Котов, А. Л. Лыпа, К. А. Малиновский, В. И. Малюк, Н. П. Ма-

сюк, Т. А. Мережко, Л. И. Мусатенко, В. К. Мякушко, Ю. Н. Прокудин, И. И. Сикура, К. М. Сытник, В. С. Ткаченко, В. И. Чопик, Ю. Р. Шеляг—Сосонко. Вице-президентами были избраны И. А. Дудка, А. М. Гродзинский, Е. Н. Кондратюк, Ю. Н. Прокудин и Ю. Р. Шеляг-Сосонко; ученым секретарем — В. С. Ткаченко, казначеем — Т. А. Мережко.

VI съезд УБО закончил свою работу выступлением президента УБО К. М. Сытника, проинформировавшего делегатов о заседании Совета и ревизионной комиссии УБО и о результатах выборов руководящего состава общества. В заключение президент УБО высказал пожелание успеха в работе всем отделениям и группам УБО и от имени участников съезда искренне поблагодарил донецких ботаников за заботу и за прекрасные условия, созданные ими для работы съезда.

Во время съезда делегаты и гости ознакомились с ботаническими учреждениями Донецка; были на экскурсиях по Донецкому ботаническому саду АН УССР.

3 июня для участников съезда была организована ботаническая экскурсия на автобусах в отделения Украинского государственного степного заповедника — Каменные Могилы и Хомутовскую степь.

РЕЗОЛЮЦИЯ
VI СЪЕЗДА УКРАИНСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Заслушав и обсудив отчетный доклад президента Украинского ботанического общества академика АН УССР К. М. Сытника о деятельности общества за период между V и VI съездами с 5 IX 1972 по 1 VI 1977, а также научные доклады по ведущим проблемам фитобиологии, VI съезд УБО отмечает, что украинские ботаники, объединенные в Украинском ботаническом обществе, как и все советские ученые, активно включились в выполнение задач, поставленных перед наукой XXV съездом КПСС и XXV съездом КП Украины. Они успешно выполнили задачи IX пятилетки и первого года X пятилетки, решая сложные вопросы рационального использования и обогащения растительного мира, защиты от загрязнений воздушного и водного бассейнов, внесли немалый вклад в ускорение научно-технического прогресса и повышение благосостояния народа. За отчетный период ботаники Украины достигли значительных успехов в решении актуальных вопросов ботанической науки на основе все более широкой разработки и применения новых методов исследований. Значительно улучшилась научно-организационная работа в отделениях и группах УБО. Теперь УБО является наиболее многочисленным республиканским филиалом Всесоюзного ботанического общества и насчитывает 1600 ботаников, плодотворно работающих в научно-исследовательских учреждениях, школах, других организациях республики.

Украинское ботаническое общество за период между V и VI съездами направило усилия ученых республики на решение наиболее актуальных проблем фитобиологии, экологии и биогеоценологии, охрану окружающей среды, на практическое воплощение их достижений в народное хозяйство.

Развитию ботанической науки способствовало и то, что в отделениях и группах общества на протяжении отчетного периода проводились активные творческие дискуссии, на которых обсуждались актуальные вопросы биологических закономерностей развития растительного мира и жизненных процессов в растениях.

Общество за период между V и VI съездами значительно улучшило издательскую деятельность: вышли из печати 4 сборника научных материалов общим объемом 70 печатных листов. Вскоре выйдет в свет справочное пособие «Українське ботанічне товариство».

Члены общества принимали участие в работе V делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества, XII Международного ботанического конгресса и ряда международных, всесоюзных, республиканских конференций, совещаний и симпозиумов.

Значительная работа проведена членами общества по популяризации ботанических знаний среди трудящихся. Прочитано более 13 000 лекций, опубликовано более 1000 научно-популярных книг, статей, брошюр и буклетов, состоялось 403 выступления по радио и телевидению.

Съезд постановляет:

1. Утвердить отчет Украинского ботанического общества и доклад ревизионной комиссии о работе общества за период с 5 IX 1972 по 1 VI 1977 и считать работу Совета, Президиума и Ревизионной комиссии УБО удовлетворительной.

2. Считать главной задачей украинской советской ботаники на ближайшее время:

углубленное изучение флоры и растительности, их динамики, закономерностей развития, изменений под влиянием антропогенных факторов;

разработку методологических основ современной систематики и образование теории системы растений на базе общей теории систем, исследования морфологии, онтогенеза, видообразования, микро- и макроэволюции высших и низших растений;

исследования экосистем, осуществление практических мероприятий по рекультивации нарушенных территорий;

исследование структуры и функции растительных организмов на субмолекулярном, клеточном, органном, организменном, популяционном, видовом и формационном уровнях;

разработку теоретических основ охраны природы и научных проблем сохранения и возобновления природных ресурсов, интродукцию полезных для народного хозяйства растений и их широкое внедрение в производство.

3. Усилить разработку научных основ охраны растительного мира, шире развертывать экологические и биогеоценологические исследования с целью подачи рекомендаций о рациональном использовании растительности, создания заповедников; улучшить пропаганду знаний о необходимости охраны редких и исчезающих растений и ландшафтов.

4. Всемерно усиливать помощь производству, добиваться расширения хозяйственной тематики и дальнейшего внедрения в практику народного хозяйства итогов исследований в области ботанической науки.

5. Усилить контакты научно-исследовательских учреждений с кафедрами вузов и с промышленными предприятиями путем составления договоров о творческом содружестве и создания программ комплексных исследований.

6. Считать первоочередной задачей ботанических кафедр наряду с улучшением работы по подготовке кадров издание учебных программ, методических пособий и учебников.

7. Считать необходимым использование в флористико-систематических исследованиях новейших вычислительных средств, в том числе ЭВМ, добиваться широкой автоматизации научных исследований.

8. Повысить научный уровень изданий общества за счет публикации проблемных и обзорных статей по наиболее актуальным вопросам современной ботанической науки.

9. Шире практиковать организацию симпозиумов, конференций и семинаров; обязать Президиум УБО разработать план этих мероприятий по актуальным проблемам ботанической науки на 1978—1980 гг.

10. Поручить новоизбранному Президиуму УБО совместно с институтами и другими учреждениями АН УССР соответствующего профиля организовать в октябре 1977 г. торжественное заседание Украинского ботанического общества, посвященного 60-летию Великой Октябрьской социалистической революции; провести заседания отделений и групп совместно с ботаническими кафедрами и общественными организациями.

11. Одобрить начатую Президиумом УБО работу по организации научных экскурсий для членов общества по заповедным местам Украины и Советского Союза; считать целесообразным проведение обмена делегациями и экскурсиями с другими республиканскими филиалами ВБО и организацию специальных ботанических экспедиций и экскурсий за пределы СССР.

12. Президиуму Совета УБО проводить действенные мероприятия для активизации деятельности отделений, групп и секций УБО, продолжать и шире внедрять в практику заседаний Президиума и Совета УБО периодическую отчетность секций, групп и отделений общества об их научной и организационной работе.

13. Практиковать проведение заседаний секций на местах выполнения работ, доклад о которых заслушивается.

14. Поручить Президиуму УБО совместно с руководством секции физиологии решить вопрос об организации секции или подсекции биохимии растений.

15. Практиковать командирование членов Президиума Совета УБО и членов Совета УБО в первичные организации общества для ознакомления с работой и предоставления помощи в научной и организационной деятельности отделений и групп.

16. Поручить Президиуму УБО шире и энергичнее развертывать работу по вовлечению в члены УБО коллективов и отдельных ботаников.

17. Считать целесообразным проведение VII съезда УБО в г. Одессе в 1982 г.

В. С. Ткаченко.

Украинское ботаническое общество,
Киев.

Получено 15 VIII 1977.

Vol. LXIII № 3

March, 1978

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *О. Н. Буркова* и *Н. П. Кизим*

Сдано в набор 05.12.77. Подписано к печати 21.02.78. М-20122. Формат бумаги 70×108 1/16. Бумага типографская № 1. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 10 = 14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.21. Тираж 2886. Тип. зак. 981.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1
Ботанический журнал, тел. 218-36-12

1-я типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1978, т. 63, 3, 313—472.